Pz 260 C3 (2e Ex.)

ISBN 2-85653-028-1

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série C, Sciences de la terre

TOME XL

Luc HOTTINGER

FORAMINIFÈRES OPERCULINIFORMES

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Vᵉ)

1977

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Pl 260 C 3

Source : MNHN, Paris

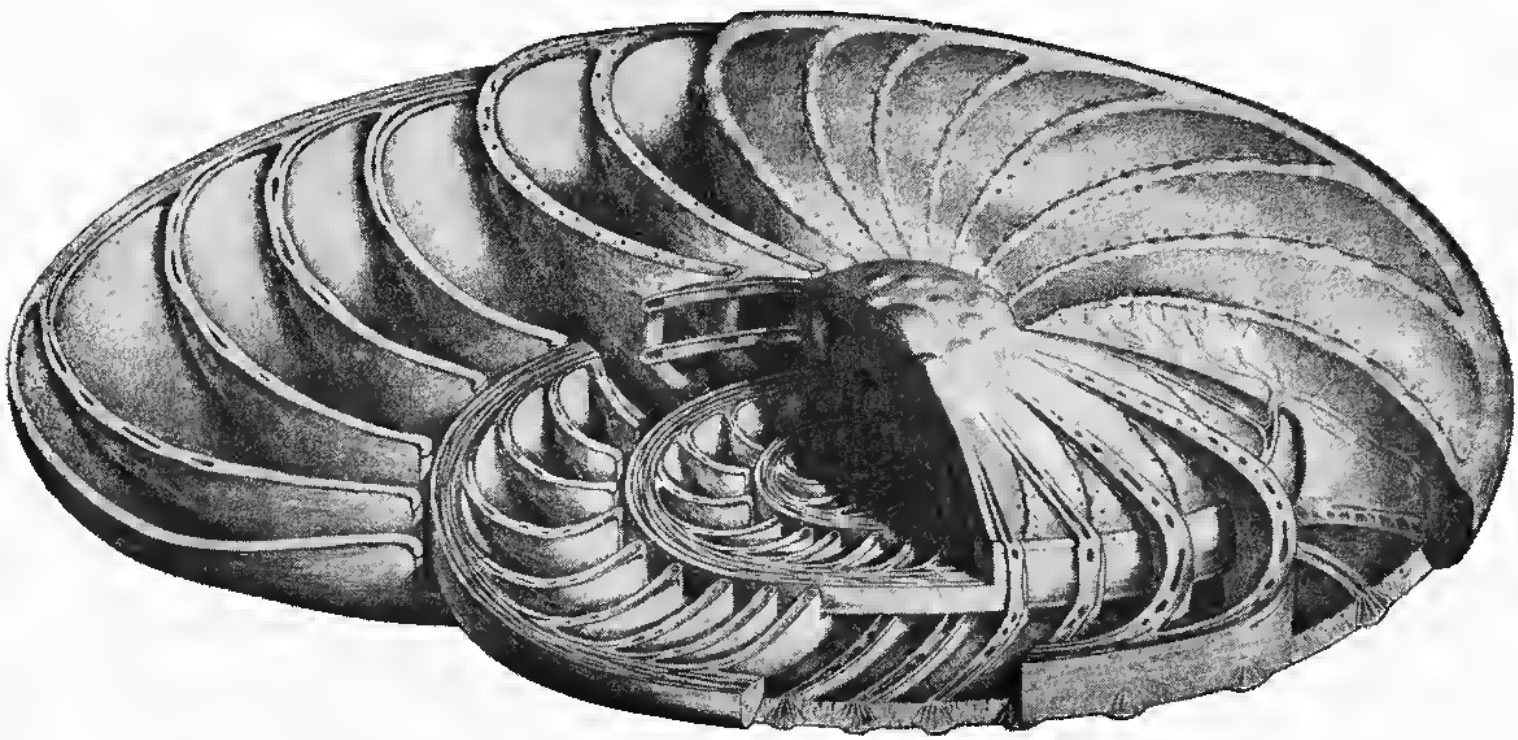
Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série C, Sciences de la Terre, Tome XL

FORAMINIFÈRES OPERCULINIFORMES

par

Luc HOTTINGER[1]



Frontispice : Schéma structural d'*Operculina ammonoides* d'après W.B. Carpenter (1862) modifié par M. Reichel. Dessin inédit par W. Kindhauser.

1. Institut de Géologie et de Paléontologie, Univerrité de Bâle, Suisse, Bernoullistrasse 32, CH 4056 Bâle.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE

Pages

RÉSUMÉ-ABSTRACT 7

INTRODUCTION GÉNÉRALE 12

ÉTAT ACTUEL DES CONNAISSANCES 14

MORPHOLOGIE DU TEST 16

Introduction 16
Ultrastructure et perforation du test 17
Types d'ornementation 19
Disposition involute ou évolute des loges 22
La structure du septum et sa résorption partielle 23
Les plissements du septum 25
Les systèmes de stolons 25
Les systèmes de canaux 27
Canaux interseptaux et marginaux 27
Construction 27
Géométrie 29
Origines de la corde marginale 29
Le système ombilical 31
Communications entre les loges et les systèmes de canaux 32
Communications du système de canaux avec le milieu ambiant 32
Modifications du système de canaux en fonction de la disposition des loges 32
Le système des canaux dans les formes à septes secondaires 33

LE PROTOPLASTE ET SA DIFFÉRENCIATION 34

ÉCOLOGIE 35

Introduction 35
Répartition des operculiuidés actuels en Mer Rouge 37
Variations intraspécifiques en fonction de la profondeur 37
Reproduction et profondeur 40

HYPOTHÈSES SUR LES FONCTIONS DU TEST 41

Les fonctions des loges 41
Les fonctions du système de canaux 42

SYSTÉMATIQUE 45

Introduction 45
Révision systématique des espèces 46
Description de *Sulcoperculina kugleri* n. sp. 46
Deux espèces du genre *Ranikothalia* 49
Operculines à septes simples, non plissés 52
Groupe d'*Operculina subgranulosa* 54
Groupe d'*Operculina ammonea* 61
Groupe d'*Operculina canalifera* 71
Groupe d'*Operculina alpina* 78
Groupe d'*Operculina ammonoides* 88

Source : MNHN, Paris

Operculines à septes plissés 92
Groupe d'*Operculina gomezi* 92
Groupe de *Planoperculina* (n. gen.) *complanata* 100
Hétérostégines planiformes 107
Hétérostégines involutes, cycloclypées, spiroclypées et leurs représentants dans les mers actuelles 109
Les nummulites actuelles, *N. cumingii*, et leurs prédécesseurs 122
Nummulites operculinilormes du Paléogène 124
Évolution et classification générique 134
Critères morphologiques pour la distinction des genres 135
Conséquences de l'application des nouveaux critères structuraux 138
Diagnoses émendées des genres 140
Conclusions 143
INDEX ALPHABÉTIQUE DES TAXONS 146
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 151

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ

Les structures complexes d'une operculine sont disposées selon un plan géométrique défini. Les éléments du bâti complexe sont constitués par des lamelles qui sont disposées selon des règles géométriques définies de croissance et de superposition. Le dépôt de la plaque ombilicale, élément endosquelettique imperforé, une résorption localisée du test minéralisé et un décollement latéral des septes créant des passages supplémentaires, participent à la formation définitive de la structure interne. Ces structures sont modifiées d'une manière définie, quand la géométrie des loges spiralées est abandonnée pour former des loges annulaires.

Chez des formes à septes secondaires, les stolons forment un Y dans le plan médian du test. Les deux bras de l'Y sont orientés vers l'arrière, le pied vers l'avant, dans le sens de la croissance, à l'endroit où le pli du « septal flap » touche la surface interne de la paroi orale de la loge. Le système des stolons peut être modifié chez les formes à loges annulaires en système de stolons entrecroisés ou en système d'un L. Le bras proximal y devient radiaire, le bras distal y est transformé en stolon annulaire.

Le système de canaux est caractérisé chez toutes les formes spiralées par la présence du cordon marginal. Celui-ci est formé par la prolongation de la face orale imperforée sur toute la partie périphérique de la loge. Dans la dernière loge la lamelle externe de la face orale et de sa prolongation est plissée longitudinalement. Les plis sont recouverts par une nouvelle lamelle externe au moment où une nouvelle loge est ajoutée aux précédentes. Les cavités tubulaires formées par ce recouvrement se transforment par résorption partielle en un système de canaux marginaux. A la base de la loge, un canal spiral est formé d'une manière analogue par la plaque ombilicale. Chez les formes à loges annulaires, la face orale se transforme en périphérie du test et doit reprendre les fonctions du cordon marginal. Ceci se traduit par un plissement profond de la lamelle externe de la face aperturale créant des rainures analogues à celles du cordon marginal, tandis que les canaux latéraux primaires remplacent les canaux spiraux en atteignant un calibre similaire.

La disposition des canaux suturaux caractérise certains groupes d'espèces réunies ici en genres. Chez *Ranikothalia*, les canaux suturaux sont verticaux et simples, sans bifurcations. Chez *Operculina*, les canaux suturaux se bifurquent ou se ramifient et débouchent dans la suture imperforée. Chez *Nummulites*, les canaux suturaux ramifiés traversent en oblique la paroi perforée latérale des deux côtés du septum. Sur leur trajet, l'écartement des pores crée des zones imperforées dans la paroi latérale appelées trabécules transverses. Dans les tours internes des formes involutes, certains canaux trabéculaires sont transformés en passages directs entre les canaux d'un tour et ceux du tour suivant, superposé. Chez *Planoperculina* n. gen., des canaux suturaux du type trabéculaire ne sont dirigés que vers l'avant, dans le sens de la croissance. Ils bifurquent du canal latéral à l'intérieur des plis latéraux réguliers du « septal flap ». Chez les formes à septes secondaires enfin, les canaux suturaux trabéculaires dirigés en avant se transforment en canaux latéraux secondaires. Les ramifications suturales y sont verticales et simples, non ramifiées.

Au sein de la sous-famille *Nummulitinae* définie ici par la structure nummulitoïde du cordon marginal dans les loges spiralées, on peut distinguer 8 types de structure. Ceux-ci sont définis surtout par la disposition des canaux suturaux et du système de stolons. Ces types structuraux permettent de proposer de nouvelles diagnoses génériques pour les 8 genres (dont 2 nouveaux) de la sous-famille. Les critères génériques traditionnels « test évolute ou involute » et « présence ou absence de septes secondaires » doivent être abandonnés puisque ces éléments morphologiques apparaissent indépendamment dans des lignées phylétiques parallèles à des époques géologiques différentes.

L'analyse typologique d'une majorité des espèces operculinoïdes de la Tethys démontre l'analogie générale entre ce groupe de foraminifères et celui des nummulites. Les espèces peuvent être caractérisées par l'ornementation, par l'allure de la spire de croissance et la courbure des septes, et par les dimensions de l'embryon mégalosphérique et du test adulte. Réunies en « groupes » phylogénétiques parallèles, les espèces n'évoluent que lentement. Il y a en principe une ou deux espèces par étage du Tertiaire qui s'échelonnent dans un rameau

Source : MNHN, Paris

phylétique. Deux coupures majeures à la fin de l'Éocène moyen et à la fin du Miocène inférieur font disparaître la plupart des phyla. Ils sont remplacés rapidement par de nouveaux rameaux phylétiques. L'inventaire des formes est particulièrement incomplet au Miocène inférieur et moyen, ce qui entrave l'interprétation phylogénétique des formes récentes.

La distribution écologique des formes récentes de la Mer Rouge dépend en premier lieu du substrat et de l'intensité lumineuse du milieu. L'ultrastructure du protoplasme est différenciée dans certaines parties du test. Ces faits et certaines observations sur le comportement des formes vivantes ainsi que les connaissances sur la morphogenèse du test nous conduisent à mettre en rapport certaines fonctions vitales avec des structures particulières du test. Le système des canaux permet à l'animal de se mouvoir quand le protoplasme des loges est rétracté à l'intérieur du test. En outre, la disposition géométrique du système des canaux suturaux et marginaux doit avoir des fonctions particulières que je ne peux pas définir encore. L'aplatissement latéral du test et les piliers interseptaux seraient une adaptation à la vie dans un milieu faiblement éclairé. Le plissement du « septal flap » n'augmente guère la stabilité mécanique du test, mais serait lié à la formation de canaux latéraux secondaires qui assureraient une répartition plus égale des orifices des canaux suturaux sur la surface latérale des coquilles discoïdales. Ces canaux suturaux joueraient un rôle dans la formation du kyste organique externe quand une loge nouvelle est ajoutée aux précédentes.

Source : MNHN, Paris

ABSTRACT

The complex shell structures of an operculinid foraminifer are arranged in a geometrically definite pattern. The elements of the shell wall consist of lamellas arranged according to definite geometric rules of shell-growth and superposition. An imperforated umbilical plate, localized resorption of septal walls and passages formed by lateral gaps in the septum participate in modelling the specific geometric configurations of the structural elements. This configuration changes according to definite rules, when the septal flap is folded forming secondary septa or when the spiral growth of the shell is replaced by annular growth.

Intercameral foramina, supplementary stolons and connections from the chamber lumen to the canal system are formed hy resorption. In heterosteginoïd forms having secondary septa, the stolons are Y-shaped and located in the median plane of the shell. Where the fold of the septal flap forming the secondary septum touches the internal wall of the septal face, the two arms of the Y-shaped stolon perforate the septal wall and join to open out together in the unfolded part of the next chamber's septal flap. This system of Y-shaped stolons may bs modified in very flat heterosteginoïd forms, where the arms of the Y-shaped stolons are almost parallel and radial. In the annular *Cycloclypeus*, there is a tendancy to form obliquely crossed, X-shaped stolon systems analogous to the ones of *Sorites*, whereas in *Heterocyclina* n. gen., the stolon is transformed to L-shape, the marginal arm of the Y-stolon heing hent towards the periphery of the chamher forming a single annular stolon in the median plane of the shell.

The morphogenesis of the marginal canal system characteristic for all operculinoïd foraminifera can be explained hy a marginal extension of the imperforate apertural face of the chamber. Tbe folded outer lamella of the marginal face is covered hy the outer lamellas of the next chamhers. In this way longitudinal spaces hetween primary and secondary outer lamellas are generated, which are transformed hy partial resorption to a marginal canal system. In *Sulcoperculina kugleri* n. sp., a single, similar marginal canal is formed hy the same morphogenetic process in the sulcus of this trochospiral, rotaloïd fossil of Campanian age.

The geometrical pattern of the intraseptal canal system in operculinid foraminifers depends on the involute or evolute architecture of the shell, but particular patterns of the sutural canals can he used to distinguish phylogenetically significant groups of species. A typological revision of the most important tethyan species of operculinids shows a meaningful parallelism of structural shell types and phylogenetic groups based on the distribution of the species in time.

The 8 structural types defined hy ths patterns of the stolon and canal systems are therefore given generic significance and rank. The traditional generic definitions based on the involute or evolute chamber arrangement of the shell and on the presence or absence of the secondary septa are not corresponding to the phylogenetic interpretatic n of the species involved and should be abandoned.

Suhfamily *Nummulitinae* de Blainville, 1825

Planispiral, lamellar, perforated foraminifera. Patterns of ornamentation chsracteristic for phylogenetic lineages of species (species groups). A single intercamsral foramen formsd by resorption and located symmetrically at the hase of the septum in the median plane. Stolon systems formed hy resorption of septal walls. Passages from the chamher lumen to the canal system formed hy resorption in the sulcus and at the hase of the chambers, perforating the umbilical plate.

Marginal canal system in the marginal cord consisting of numerous, marginally elongated meshss of a three dimensional msshwork of canals. Sutural canals in involute forms often transformsd to radial communications between canal systems of superpossd shell whorls. In annular adult chambers, tbe primary lateral csnals replace the spiral canals, and deep folds of the outer lsmella of the apertursl face take over the function

Source : MNHN, Paris

of the marginal cord. In forms with secondary septa formed by folds of the septal flap, sutural canals are transformed to secondary lateral canals.

No calcified sieve plates in the pores. Dimorphism in all species where the diameter of the megalosphere exceeds about 100 µm. Recent *Nummulitinae* show differenciation of the protoplasm in the chamber-lumina and in the canal system. They have symbionts in the chambers.

Genus *Ranikothalia* Caudri, 1944

Involute or evolute, coarsely perforated forms. Supplementary stolons simple, comparatively rare, irregularly disposed on unfolded, thick septa. Coarsely calibrated canal system. Meshes of marginal canal network relatively short and coarse. Plexus connecting interseptal with marginal canals radially directed. Sutural canals simple and vertical, opening out in alternating rows at the margin of the imperforate sutural band.

Genus *Operculina* d'Orbigny, 1826

Involute or evolute, finely perforated forms. Supplementary stolons simple, irregularly distributed on the unfolded septum. Fine calibration of the canal system. Meshes of marginal canal network elongated in marginal direction. Plexus connecting interseptal with marginal canals directed backwards. Sutural canals forked or ramified. Species traditionally classified as " *Assilina* " have the same structure and are included here in the genus *Operculina*.

Planaperculina n. gen. (generotype : *O. heterosteginoides* Hofker, 1933)

Evolute, finely perforated forms. Supplementary stolons simple, regularly disposed in the median plane of the shell, alternating with lateral folds of the septal flap in adult chambers. Plexus connecting intraseptal with marginal canals bent backwards in almost marginal direction. Proximal row of sutural canals vertical, forked or ramified. Distal row of sutural canals ramified, inclined forewards, in direction of growth, branching off from the lateral intraseptal canal in the lateral fold of the septal flap, crossing obliquely the perforated lateral wall and opening out in the median zone of the lateral chamber surface inbetween pores and interseptal pillars.

Genus *Heterostegina* d'Orbigny, 1826

Involute or evolute, finely perforated forms with chamberlets. Supplementary stolons Y-shaped, located at the distal tip of secondary septa formed by folds of the septal flap. Sutural canals simple, branching off vertically from primary and secondary sutural canals. They open out in the primary and secondary imperforated sutural bands.

Heterocyclina n. gen. (generotype : *H. tuberculata* Moebius, 1880)

Evolute, finely perforated forms with annular adult chambers in the megalospheric generation. Supplementary stolons L-shaped consisting of a single radial and a single annular stolon per chamberlet. Stolons located in the median plane of the shell, where the secondary septum touches the frontal wall of the chamber. Sutural canals as in *Heterostegina*.

Genus *Cycloclypeus* Carpenter, 1856

Evolute, finely perforated forms with annular chambers. Stolons Y- or X-shaped with a tendancy to form an overcrossed stolon system of soritid type. Stolons may be separated in the median plane of the shell by a thin horizontal lamella and form a double foraminal aperture on the distal side of the septum. In the vicinity of large, megalospheric embryos, the stolon system may be doubled in vertical direction. Sutural canals as in *Heterostegina*.

Source : MNHN, Paris

Genus *Spiroclypeus* Douvillé, 1905

Involute, finely perforated spiral forms with complete secondary septa and Y-shaped supplementary stolons. Lateral chamberlets formed by folding the entire primary lateral wall backwards. Communication system between lateral chamberlets and main layer of chambers not known in detail. Sutural canal system not known in detail.

Genus *Nummulites* Lamarck, 1801

Involute or evolute spiral forms with irregularely disposed, simple supplementary stolons in the unfolded septum. Meshes of marginal canal network elongated. Plexus connecting intraseptal and marginal canals bent backwards. Sutural canals ramified, running obliquely backwards and forewards on both sides of the septum. The oblique pathways of the sutural main canals and its ramifications in the lateral wall are visible on the lateral wall surface by the deviation of the pores creating narrow unperforated strips on the lateral wall surface called transverse trabecules. Numerous supplementary lateral passages between neighbouring alar prolongations of involute chambers by gaps in the septum. Frequent transformation of trabecular canals into direct passages connecting radially the canal system of superposed shell whorls in involute forms. Frequent passages between chamber lumen and canal system in the alar prolongations of involute chambers. Recent *O. cumingii* have the same structure and are included therefore in the genus *Nummulites*.

Phylogenetic trends in parallel lineages of species hint to functional significance of the morphological characters changing progressively in time. Such trends in Operculinids are : 1. Growth of overall shell size and of the volume of the megalospheric embryo. 2. Progressive flattening of the shell and/or acceleration of annular growth. 3. Folding of the septal flap and development of secondary lateral intraseptal canal systems or development of trabecular canals.

Phylogeny, distribution and direct observation of living foraminifera serve to construct hypotheses es to the function of shell structures. The hypotheses will have to be confirmed by biologic experiments as soon as we are eble to cultivate larger foraminifera.

For obvious geometric reasons foraminiferans without canal systems are unable to move, when the plasma retracts from the last few chambers as a reaction to unfavorable conditions in the immediate environment of the animal. Living operculinids have been observed to move when the last 2 or 3 chambers were drained. The canal system permits extension of pseudopods end secures the direct connection between internal chambers and the pseudopods during retraction of the chamber plasma. The canal system is thus a device to keep up locomotion during retraction of the chamber plasma. The operculinid can therefore move out actively of an unfevorable environment, whereas a foraminifer without canal system has to wait impassively until unfavorable environmental conditions have changed. This functional interpretation of canal systems corresponds to the observed distribution of larger foraminiferans in the Red Sea. Larger foraminiferans without canal system live on plants, where the chemical environment in the free water does not change very much. Operculinids live on the sea floor, where a film of decomposing organic matter creates often chemical changes of the environment.

The flattening of the operculinoïd shell in many species and often in intraspecific variants is interpreted here as an adaptation to deep, dark environments. This corresponds to the observed distribution of living operculinids in the Red Sea limited by depth and characterized by very high frequences of flattened shells at the lower depth limit of their range of distribution. The symbionts in a living animal are located in a layer beneath the lateral chamber wall. Thus, a larger lateral surface of the shell provides them with more light.

The folding of the septal flap is in my opinion not an adaptation to mechanic stability of the shell but might be linked to secondary lateral canals distributing the openings of sutural canals on the lateral shell surface in an even way. This even distribution could intervene in some way with the formation of the external cyst during the growth process as observed in *Heterostegina depressa*.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Le micropaléontologiste utilise le terme « Operculine » pour désigner des foraminifères de grande taille, plats, à loges planispiralées évolutes appartenant aux Nummulitidés, c'est-à-dire ayant un épaississement périphérique du test perforé par un système de canaux (cordon spiral). La spire formée par les loges est relativement lâche et s'ouvre plus vite que dans les groupes voisins appartenant à la famille des Nummulitidés. De cette définition, tirée de l'usage courant du terme « Operculine », une première série de questions se dégage : Qu'est-ce qu'une Operculine exactement, comment délimiter le genre *Operculina*, lesquelles des nombreuses espèces décrites sous ce nom générique constituent effectivement ce genre et comment définir les genres voisins ?

Les foraminifères operculiniformes jouent un rôle important dans l'histoire des mers néritiques tropicales depuis le Paléocène jusqu'à nos jours. Dans certaines formations géologiques, leurs tests sont si nombreux qu'ils forment une partie considérable de la roche. Les espèces se succèdent rapidement en groupes parallèles à travers les temps géologiques permettant une biozonation du Tertiaire. En même temps, les groupes évoluant parallèlement à travers les temps sont liés à des faciès particuliers du shelf tropical et constituent par conséquent un élément important pour reconstruire une zonation écologique des mers néritiques. Nous essayerons donc ici de proposer une bio-zonation verticale, dans le temps, et une zonation écologique, horizontale. Ces zonations sont basées sur les connaissances actuelles de la répartition verticale et horizontale des espèces dans les mers fossiles et actuelles.

Les foraminifères operculiniformes sont les seuls survivants actuels de la grande famille tertiaire des *Nummulitidae*. Le fait que l'on peut les observer, à l'état vivant, dans leur environnement naturel et en culture, leur donne un caractère de modèle actualistique permettant d'interpréter plus facilement les faunes fossiles du Tertiaire et leur répartition écologique. Pour le biologiste, ils servent de cobaye pour certaines expériences d'intérêt biologique général, car un tel foraminifère représente une cellule géante avec une croissance ontogénétique particulière et facilement mesurable. Il montre une symbiose avec des algues unicellulaires, possède une différenciation du protoplasme et des enveloppes cellulaires particulièrement accusées et se reproduit par deux générations alternantes d'une manière très complexe. Ces particularités biologiques prédestinent les Operculines à servir la biologie pour l'étude d'une série considérable de questions fondamentales, telles que la régulation cellulaire de la croissance et de la reproduction, le rôle, la structure et les mécanismes de la calcification des enveloppes cellulaires, le rôle biologique des symbiontes, le système régulateur de la différenciation protoplasmique, etc. Les connaissances sur l'histoire évolutive et sur la répartition écologique des foraminifères operculiniformes peuvent et doivent préorienter les expériences biologiques. Ce n'est qu'en fonction de la totalité des connaissances que l'on peut espérer pénétrer peu à peu la complexité biologique, trouver des réponses non seulement aux questions traditionnelles du paléontologiste où la description de la morphologie répond au problème posé, mais aussi aux questions du biologiste cherchant à comprendre le fonctionnement des systèmes biologiques aux différents niveaux d'intégration.

Le présent travail représente les résultats des recherches « Révision des Operculines et des Hétérostégines » financé par le Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique sous le numéro 5.113.2. Une partie des résultats a été obtenue au cours de recherches ultérieures, financées par ce même organisme sous les numéros 2.361.70 et 3.925.72. Le matériel décrit et figuré ici provient soit des Musées d'Histoire Naturelle de Paris, de Toulouse, de Bâle et de l'Institut géologique de l'Uni-

Source : MNHN, Paris

versité d'Utrecht en Hollande, soit des récoltes de l'auteur sur le terrain. Les travaux en Mer Rouge furent exécutés au Laboratoire de Biologie Marine d'Elat (Israel) par une équipe de l'Institut Géologique de l'Université de Bâle en collaboration avec le Prof. Z. Reiss et quelques-uns de ses collaborateurs au Département de Géologie à l'Université de Jérusalem dans le cadre général des recherches sur la Mer Rouge (OD grant OS 1404). Ces recherches sont coordonnées en outre avec le « Sonderforschungsbereich 53, Paläontologie » (Prof. H. Seilacher, Tübingen) en Allemagne et avec Dr H. J. Hansen, Institut de Géologie à l'Université de Kopenhagen, au Danemark.

J'ai bénéficié de l'aide et de l'encouragement de beaucoup de collègues dont je voudrais mentionner ici quelques noms : M. Durand-Delga, Y. Tambareau et J. Vilatte (Toulouse), Y. Le Calvez et A. Blondeau (Paris), J. Ferrer, J. Van Hinte et H. P. Luterbacher (Bordeaux), G. Colom (Majorque), E. Caus (Barcelone), K. Drobne (Ljubljana), T. Kecskemeti (Budapest), G. Nemkov (Moscou) et H. Schaub (Bâle) en leur exprimant ma gratitude sincère.

Avec beaucoup de patience, R. Guggenheim et G. Haberkorn ont exécuté de nombreuses photographies au microscope électronique à balayage de l'Institut géologique de l'Université de Bâle.

Source : MNHN, Paris

ÉTAT ACTUEL DES CONNAISSANCES

La structure du test operculinoïde fut décrite en détail par W. Carpenter (1862). J. Hofker (1968 et travaux antérieurs), H. Hansen et Z. Reiss (1971) et L. Hottinger (1974) y ajoutèrent quelques éléments nouveaux. Il sera nécessaire d'en résumer ici les détails pour les confronter aux détails structuraux des genres voisins, moins bien connus jusqu'à présent, à l'exception de la structure des Nummulites (Blondeau 1972).

Depuis plus d'un siècle, des espèces furent décrites et figurées dans le cadre de descriptions systématiques de faunes de foraminifères. Le détail de leur histoire se traduit dans les listes synonymiques données dans la partie systématique de cette étude. Les espèces répandues en Amérique centrale et aux États-Unis ne furent guère comparées avec les espèces provenant de la Thetys, ce qui amena une certaine dichotomie dans la taxonomie spécifique de ce groupe. Quoi qu'il en soit, nous avons aujourd'hui à notre disposition un inventaire typologique considérable d'espèces qui n'est utilisé que pour résoudre des questions de biostratigraphie.

L'école hollandaise fournit la seule exception à la règle. L'étude des faunes riches en grands foraminifères du tertiaire indonésien amena les auteurs hollandais très tôt déjà à utiliser les Operculines et leurs formes apparentées en phylogénie. Si le brillant travail de Tan Sin Hok (1931) sur l'évolution des *Cycloclypeus* créa un premier cas modèle démontrant quantitativement une tendance évolutive chez les foraminifères en général, les travaux ultérieurs, analogues sur les Operculines (Bannink 1948, Van der Vlerk et Bannink, 1969) ont eu beaucoup moins de succès. Aucun des auteurs n'a pu réunir suffisamment de matériel pour accéder à une vue générale et cohérente du groupe entier qui est beaucoup plus grand que celui des *Cycloclypeus*.

Tandis que chez *Cycloclypeus* et *Heterostegina*, des éléments structuraux nouveaux apparaissent au cours de l'ontogenèse, les Operculines ne montrent pas un tel critère morphologique. Chez *Cycloclypeus* et *Heterostegina*, l'accélération de l'ontogenèse au cours des temps est par conséquent facilement mesurable, tandis que chez les Operculines, le changement évolutif de ce caractère ne peut être défini facilement d'une manière quantitative. L'évolution de certains caractères des embryons d'Operculines mesurés dernièrement par Van der Vlerk et Bannink (1969) ne montrent, à mon avis, pas assez de critères pour résoudre les problèmes posés par l'inventaire typologique qui indique l'existence de plusieurs groupes parallèles d'Operculines dont les caractères évolutifs ne sont pas synchronisés.

Fondée sur les réflexions évolutives de J. Boussac (1911), H. Schaub (1951) et L. Hottinger (1960), ce dernier présenta au congrès de Bordeaux sur le Paléogène (1964) une première tentative d'une classification typologique des espèces du genre *Operculina* qui fut élargi aux genres voisins *Heterostegina* et *Spiroclypeus* en 1966. Depuis, beaucoup de matériel supplémentaire s'est accumulé et surtout certains types d'espèces importantes ont pu être retrouvés et reétudiés. Par rapport à cette première ébauche, le lecteur trouvera ici beaucoup de changement dans la nomenclature spécifique et générique ainsi qu'une nouvelle interprétation du dimorphisme. Pour faciliter la comparaison avec ces travaux, certaines figures seront reprises ici. Par contre, les critères morphologiques de classification et la zonation dans le temps ne changent guère. L'analyse typologique du matériel réuni oblige à séparer des groupes d'espèces évoluant parallèlement au cours des temps.

On connaît très peu enfin les *Operculina* récentes et leurs voisins *Heterostegina* et *Cycloclypeus*.

Source : MNHN, Paris

Les collègues allemands de Kiel viennent de publier une première série de notes sur certains aspects biologiques des Hétérostégines (Lutze et al., 1971 ; Röttger, 1972a, 1973, 1974) tandis que L. Hottinger et D. Draher (1974) donnent un inventaire des organites protoplasmiques et figurent les symbiotes des Operculines et des Hétérostégines. Une hypothèse quant à la fonction du système des canaux y est avancée et sera reprise ici (p. 41).

Source : MNHN, Paris

MORPHOLOGIE DU TEST

INTRODUCTION

Pourquoi faut-il analyser en détail la structure complexe des foraminifères operculiniformes ? Parce que la géométrie de certains éléments structuraux du test traduit directement certaines fonctions du test ou de la partie protoplasmique du corps vivant, remplissant les cavités formées par ces structures. Cependant, la géométrie d'une telle structure est réalisée au cours de la croissance ontogénétique, spéciale à tous les foraminifères perforés, c'est-à-dire par la superposition de lamelles déposées sur la surface externe du test préexistant après chaque formation d'une loge nouvelle. Ce mode de croissance implique des règles et des limitations géométriques strictes pour de telles structures. A partir du moment où la géométrie dans l'espace des structures existantes est analysée et comparée d'un genre à l'autre, il est possible de distinguer les éléments géométriques d'une structure due au mode de croissance de ceux qui peuvent traduire une fonction biologique.

A l'exception des Fusulinidés, tous les grands foraminifères sont groupés conventionnellement selon des critères structuraux en genres et selon des critères de proportion du test en espèces. Chaque spécimen peut être déterminé au niveau du genre avec 100 % de certitude si la conservation du test permet de reconnaître le critère structural. Par contre, les proportions du test varient considérablement au sein d'une espèce. Le paléontologiste doit décider subjectivement s'il veut attribuer un spécimen donné à une espèce ou à une autre aussi longtemps que le type reste inclus dans sa définition spécifique. C'est le mode de travail traditionnel du paléontologiste appelé méthode typologique de classification systématique. Un critère absolument objectif sert de guide dans cette méthode de classification : La répartition des spécimens dans le temps permet de les regrouper dans des séries évolutives d'espèces. Il est raisonnable et utile de désigner un groupe de spécimens avec un nom d'espèce particulier si celui-ci se différencie morphologiquement d'une manière significative du groupe voisin provenant d'un niveau stratigraphique plus haut ou plus bas. J. Hofker sen. (1968a) a proposé de désigner chaque lignée d'un seul nom spécifique en distinguant les échelons particuliers par des indices ou des chiffres. De simples raisons mnémotechniques ne permettent guère d'appliquer ce système. Si, en outre, chaque groupe de spécimens morphologiquement discernable et stratigraphiquement utile porte un nom linéen, des changements ultérieurs du bâti systématique permettent d'appliquer les règles de nomenclature linéenne sans équivoque, tandis que tout système chiffré obligerait à créer de nouvelles règles du jeu sans doute plus complexes et moins commodes que celles actuellement en vigueur.

Le pouvoir de résolution de la méthode typologique de classification dépend évidemment de la densité de l'information biostratigraphique dont on dispose soit pour un groupe donné, soit pour une période stratigraphique déterminée (fig. 1). Le pouvoir de résolution atteint ses limites théoriques au moment où la moyenne des valeurs variables d'un critère spécifique ne se distingue plus d'une manière significative de la moyenne des valeurs du même critère chez les spécimens d'un niveau stratigraphique plus ancien ou plus récent.

La morphologie d'un foraminifère operculinoide doit être décomposée par conséquent en des éléments dits structuraux, stables et en éléments dits de proportion, variables qui ont une signification

Source : MNHN, Paris

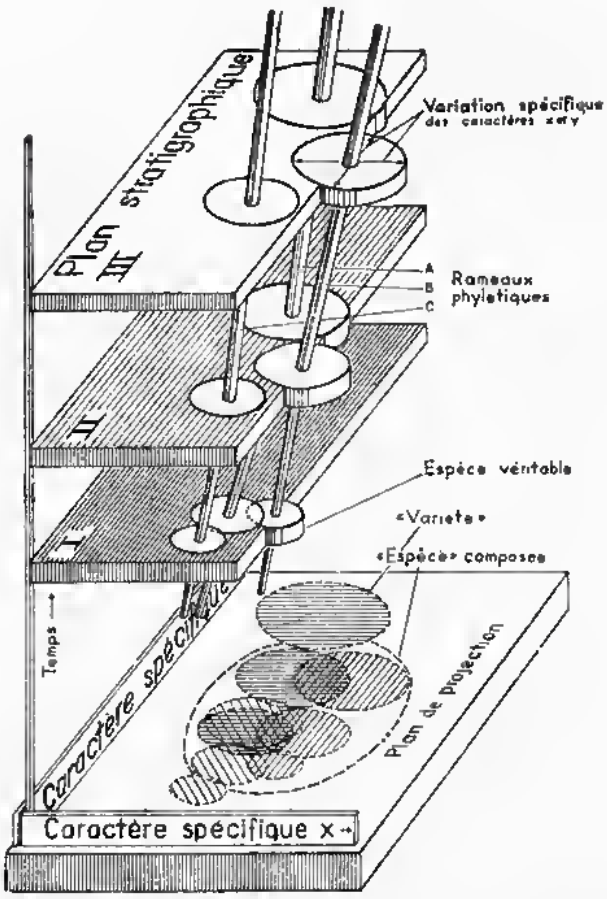


Fig. 1. — Le pouvoir de résolution taxionomique dépend du pouvoir de résolution stratigraphique. Schéma sans échelle d'après L. Hottinger, 1963 b.

Neuf espèces sont définies par les valeurs moyennes des indices correspondant aux mesures de deux caractères. A chaque horizon stratigraphique, les espèces se distinguent aisément. Dans chaque rameau phylétique, les espèces successives dans le temps se distinguent aussi facilement : il suffit de suivre les projections d'un rameau particulier. Si, par contre, les trois plans stratigraphiques successifs étaient confondus (sur le plan de projection), la superposition de projections appartenant à des rameaux phylétiques différents et provenant d'horizons stratigraphiques différents ne permettrait guère de reconnaître les 9 espèces véritables.

taxionomique différente. Il est certain que la hiérarchie systématique construite sur cette analyse artificielle de la morphologie ne reflète que partiellement les vraies relations génétiques ayant régi la descendance phylogénétique du groupe. Les Alvéolines éocènes en fournissent un exemple frappant (Hottinger 1963 a). Une systématique fondée sur la morphologie en même temps que sur la succession des formes dans le temps est pourtant un moyen nécessaire quoique artificiel, soit pour l'utilisation biostratigraphique et paléoécologique des fossiles, soit pour la compréhension biologique de leur histoire et des fonctions de leur morphologie.

ULTRASTRUCTURE ET PERFORATION DU TEST

Résumons rapidement (fig. 2) les faits connus sur l'ultrastructure, théoriquement commune à tous les foraminifères perforés et sans doute caractéristique pour les foraminifères operculiniformes : Le test minéralisé est formé par des lamelles cristallines jumelées de Calcite empilées radialement

Source : MNHN, Paris

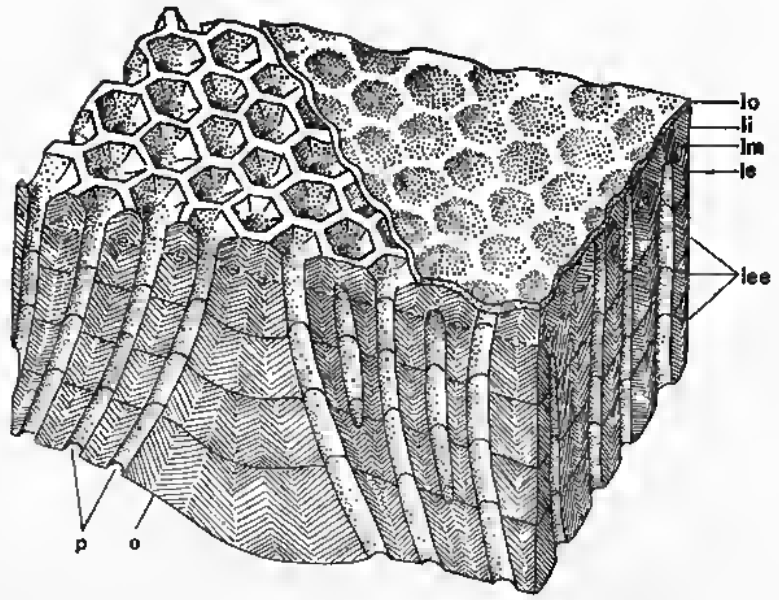


Fig. 2. — Ultrastructure de la paroi latérale, perforée d'une loge et genèse de l'ornementation chez les foraminifères operculiniformes. Vue du côté interne.

En hachures : test minéralisé ; en pointillé : surfaces couvertes de matière organique. Les détails structuraux du bouchon organique à l'embouchure proximale des pores ont été omis.

Schèma sans échelle.

Légende : le = lamelle externe primaire (*outer lamella*) ; lee = lamelles externes supplémentaires ; li = linèament interne (*inner lining*) ; lm = couche médiane (*median layer*) ; lo = linéament organique (*organic lining*) ; o = « pilier » ornemental ; p = pore.

par rapport à la surface du test. Les lamelles sont orientées obliquement par rapport aux axes radiaux des piles et forment une mosaïque en chevrons (« herring-bone-pattern ») dans une section radiale de la paroi (H. Hansen et Z. Reiss 1971). Entre les cristallites d'une pile et entre les piles voisines il y a une mince pellicule de matière organique. Towe et Cifelli (1967) et Hottinger et Dreher (1974) ont essayé, avec des mètbodes différentes, de caractériser la morphologie de la masse organique à l'intérieur du test minéralisé sans pouvoir éliminer tous les artefactes produits probablement pendant la décalcification de la paroi. Il me paraît cependant improbable que cette morphologie puisse traduire une fonction en dehors de la minéralisation du test qui est un problème de biologie moléculaire sortant du cadre de la présente étude.

La surface interne du test minéralisé est tapissée par une couche organique de mucopolysaccharides (Hottinger et Dreher 1974) appelé « organic lining » (linéament organique) qui ferme, chez les Operculinidés récents au moins, les pores du côté proximal. La matière organique entre les cristallites du test minéralisé représente (du point de vue géométrique au moins) une extension de cette même couche organique. L'ouverture proximale des pores est en forme d'entonnoir à bords polygonaux. Le linéament organique recouvre les parois latérales des loges en s'appuyant sur les bords polygonaux autour des ouvertures proximales des pores.

La paroi primaire minéralisée, c'est-à-dire la paroi de la dernière loge d'un foraminifère perforé, est composée de deux couches superposées appelées en anglais « inner lining » (= linéament interne) et « outer lamella » (= lamelle externe). Ces deux couches montrent la disposition caractéristique en chevrons des cristallites empilés (Hansen et Reiss, 1971, pl. 1, fig. 2). Au contact des deux couches, une zone intermédiaire à gros cristaux et interstices remplis de matière organique indique sans doute le lieu où la minéralisation débute lors de la formation du test de la loge. Ce n'est que la lamelle externe qui enveloppe le reste de la surface libre de la coquille selon le schéma fondamental du bâti lamellaire des foraminifères perforés de A. H. Smout (1954).

Source : MNHN, Paris

La limite entre deux lamelles superposées est théoriquement marquée par une couche organique située à l'origine sur la surface externe du test minéralisé (Angell, 19fi7). A l'extérieur des tests d'Operculines récentes, une telle couche n'a pas pu être mise en évidence par Hottinger et Dreher (1974). Si elle existe vraiment, elle doit être extrêmement mince ou temporaire comme l'enveloppe organique externe des Hétérostégines (Röttger 1973, Hottinger et Dreher 1974, fig. fi/24). Les délimitations des lamelles visibles dans les moulages artificiels de formes fossiles (pl. 1) exagèrent la continuité et l'épaisseur de cette couche organique par une dissolution partielle et sélective des cristallites pendant la diagénèse. Le même problème apparaît dans les préparations traitées á l'acide, figurées par H. Hansen et Z. Reiss (1971) : Les limites des lamelles du test y apparaissent en creux. L'acide y trouve apparemment des points d'attaque plus faciles qu'entre les cristallites d'une pile continue. Si la délimitation des lamelles est due à une couche continue de matière organique, cette limite devrait apparaître en relief, étant donné que les substances organiques résistent mieux à l'attaque de l'acide que les cristaux calcaires.

La perforation du test minéralisé est assurée par l'inhibition du dépôt calcaire à l'intérieur d'un tuyau organique tapissant les parois internes des pores. Nous n'avons pas trouvé, chez les foraminiféres operculiniformes récents, des cloisons perforées organiques subdivisant le tuyau interne du pore à la hauteur de la couche médiane (median layer) et des limites de lamelles suivantes comme l'on en voit chez *Amphistegina* (Hansen, 1972). Chez les Operculines, il n'y a qu'un anneau légérement épaissi qui n'en porte aucune trace. L'orifice externe du pore est circulaire et ne montre pas de différenciation particulière.

Il est important de noter ici, que les orifices proximaux et distaux des pores se distinguent morphologiquement. Sur la surface interne du test, le pore est évasé, son orifice marqué par un bord polygonal, tandis que sur la surface externe, le pore montre un orifice simple et circulaire. Si, au cours de la croissance du test, une paroi perforée est recouverte par d'autres parois, l'on peut identifier l'origine interne, proximale ou externe, distale des surfaces des parois à l'intérieur du test à l'aide de la différenciation des pores (pl. 1).

La disposition des pores dans la paroi latérale des loges est toujours régulière et uniforme sur la surface interne, proximale de la paroi. L'ornementation des parois latérales des loges visibles à l'extérieur du test est réalisée par la disposition des pores sur la surface externe, distale de la paroi. Par une courbure des pores, les orifices s'écartent de certaines zones où la paroi reste imperforée et transparente. L'épaississement des lamelles à ces endroits formant les « piliers » des Nummulitidae est un phénomène secondaire. Chez certaines variantes extérieurement absolument lisses, l'écartement de la partie distale des pores peut être facilement reconnu dans des coupes tangentielles traversant la surface externe de la paroi. Dans ces coupes, l'ornementation caractéristique peut être facilement retrouvée quoique le relief du test n'en traduise rien. Plus la paroi primaire est épaissie par le dépôt successif des lamelles, aprés chaque formation d'une nouvelle loge, plus l'ornementation externe s'accentue (fig. 2).

Les parties périphériques et ombilicales des loges ainsi que les septes ne sont pas perforés. Ces éléments imperforés prennent part également à l'ornementation externe du test oú ils atteignent la surface externe de la coquille.

TYPES D'ORNEMENTATION

L'ornementation des foraminiféres operculiniformes, définie par la disposition des orifices externes, distales des pores dans la partie latérale du test, est régie d'abord par les sutures des tours chez les formes « évolutes » et par les sutures des septes toujours plus ou moins imperforées. En outre, il peut y avoir des piliers ornementaux entre les sutures, au milieu de la paroi latérale perforée de la loge (fig. 3C). L'ornementation externe traduit par ce fait la disposition des loges à l'intérieur du test et l'allure de la spire de croissance. Dans beaucoup de cas, l'on peut éviter ainsi de couper les Oper-

Source : MNHN, Paris

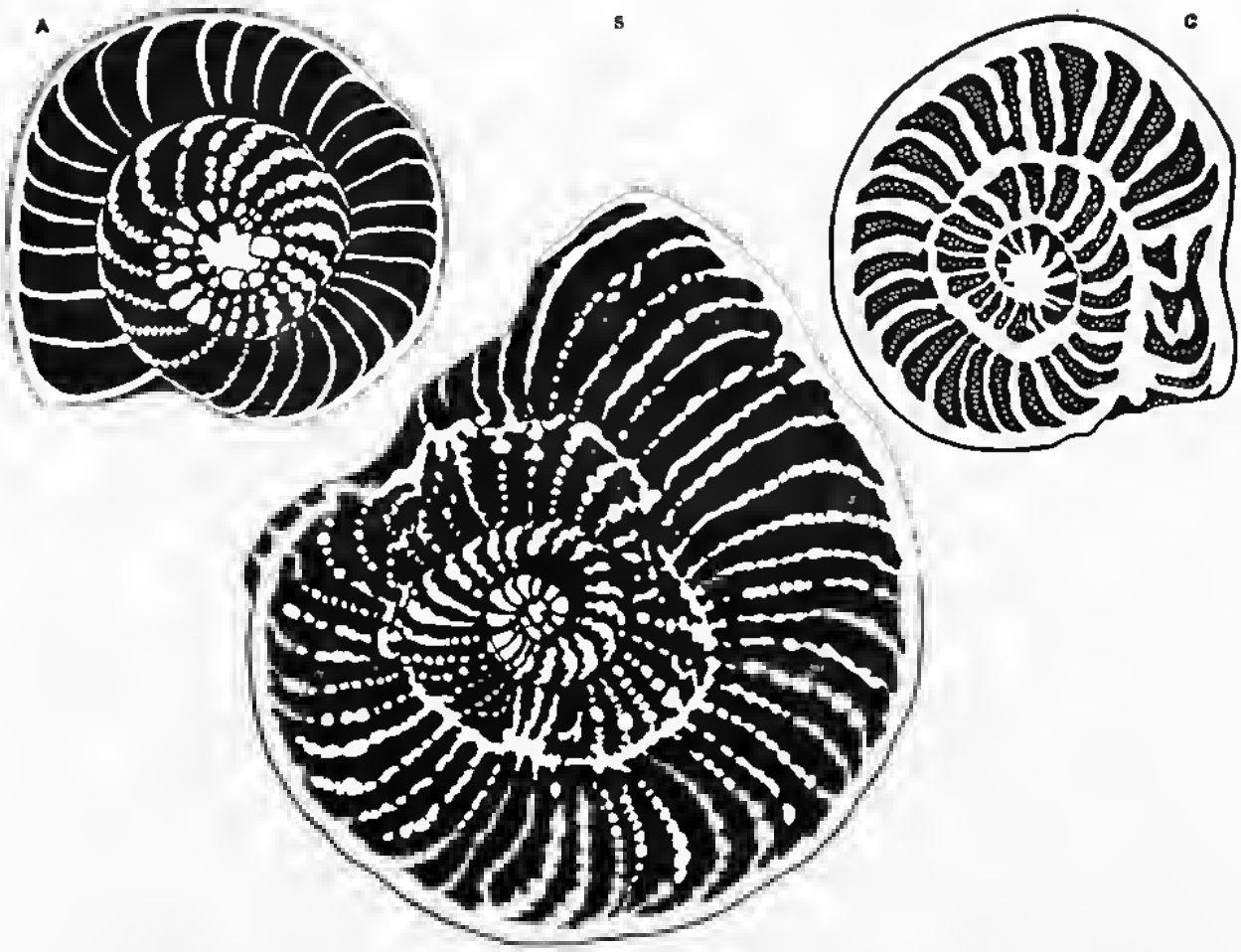


Fig. 3. — Types d'ornementation. Parties perforées du test en noir, parties non perforées en blanc. × 10.
A : Ornementation « granulée » : *Operculina ornata* n. sp. ; Ilerdien inférieur ; Puig Masana, Tremp, Catalogne, couche 9.
B : Ornementation « à collier » : *Operculina canalifera* ; Ilerdien moyen ; Puig Masana, Tremp, Catalogne, couche 11.
C : Ornementation « rectangulaire » avec piliers interseptaux : *Operculina ammonea* ; Ilerdien moyen ; Mt. Cayla, Aude, Aquitaine orientale.

culines dans le plan équatorial pour les déterminer. Cependant, le centre de la coquille, l'embryon et les loges juvéniles, est souvent rendu invisible par une ornementation lourde formée d'un groupe central de piliers épais et serrés dû à l'accumulation du plus grand nombre de lamelles au cours de la croissance dans cette partie axiale du test.

L'ornementation des formes mégalosphériques est souvent moins lourde que celle des formes microsphériques parce que le nombre total des loges et par conséquent le nombre de lamelles est plus restreint dans la forme A que dans la forme B. Le type de l'ornementation reste cependant le même dans les deux générations d'une population monospécifique. En comparant les espèces typologiques d'une certaine période stratigraphique l'on trouve des types d'ornementation que l'on peut suivre d'une espèce à l'autre, tandis que les paramètres internes, la taille du proloculus et la taille de l'animal à un stade de croissance déterminé, changent graduellement en fonction du temps géologique. Ceci nous conduit à considérer les types d'ornementation comme un caractère de groupe d'espèces ou de lignée phylétique qui s'ajoute d'ailleurs aux caractères de la spire de croissance. Il y a ici un cas homologue à celui des Assilines éocènes où l'on distingue des types d'ornementation similaires :

Source : MNHN, Paris

Fig. 4. — L'ornementation traduit la disposition involute ou évolute des loges et la présence ou l'absence de septes secondaires. Parties perforées du test en noir, parties imperforées en blanc. × 10.

A : Forme évolute à septes simples : *Operculina schwageri* ; Biarritzien ; Catalogne orientale.

B : Forme involute à septes simples : *Operculina roselli* n.sp. ; Biarritzien ; Igualada, Catalogne orientale.

C : Forme évolute à septes secondaires : *Heterostegina complanata* ; Miocène moyen ; Route de Fez à Imouzzer, Maroc septentrional.

D : Forme involute à septes secondaires : *Heterostegina assilinoides*, tours internes ; Oligocène inférieur ; Benidorm, Alicante, Espagne méridionale.

Source : MNHN, Paris

1. Ornementation « granulée » : Les piliers sont concentrés en une rangée sur les sutures des septes. Le cordon spiral n'est guère visible et sans relief. Cette ornementation se combine avec une spire relativement serrée, assilinoïde (fig. 3A).

Exemple : *O. ornata* n. sp.

2. Ornementation « à collier » : Une rangée de piliers se concentre sur la partie externe, arquée de la suture du septum. Les piliers les plus grands sont situés à l'endroit où la courbure de la suture est la plus accusée. Le cordon spiral n'est proéminent que dans les dernières révolutions de la spire qui est lâche et qui s'ouvre rapidement (fig. 3B).

Exemple : *O. canalifera*

3. Ornementation « rectangulaire » : Les sutures spiralées et septales sont ornementées soit par des rangées de petits piliers très serrés, soit par des bandes de matière imperforée. La partie latérale perforée de la loge apparaît comme rectangle plus ou moins régulier et montre normalement des piliers interseptaux. Ce type d'ornementation est réalisé chez des espèces à spire de croissance dont le pas est caractérisé par l'augmentation graduelle, relativement faible (fig. 3C).

Exemple : *O. ammonea*

Ces types fondamentaux d'ornemenfation, existant côte-à-côte dans les dépôts du Paléocène et de l'Éocène inférieur et moyen, sont remplacés à partir de l'Éocène supérieur par des types modifiés surtout en fonction du plissement secondaire des septes chez les genres *Heterostegina*, *Spiroclypeus* et *Cycloclypeus* ainsi que de l'extension alaire, involute de la cavité des loges chez les formes du type « *Operculinoides* » (fig. 4). En comparant les types d'ornementation des Operculines et des « Assilines », les espèces *O. subgranulosa* et « *A.* » *exponens* par exemple, avec leur ornementation granulée, ou les espèces *O. praespira* et « *A.* » *spira* avec leur ornementation rectangulaire, l'on doit écarter toute hypothèse reliant l'allure de la spire et le type d'ornementation. Ces deux caractères morphologiques doivent être indépendants. Alors que chez certaines Nummulites involutes, des piliers ornementaux sont incorporés dans l'architecture du test au moment où ils sont recouverts par le tour suivant, l'ornementation des Operculines est plus indépendante du bâti de la coquille.

DISPOSITION INVOLUTE OU ÉVOLUTE DES LOGES

Les loges des Nummulitidés sont disposées suivant une spire plane. Leurs parois sont toujours involutes, leurs cavités peuvent être involutes ou évolutes. La partie latérale de la cavité de la loge qui recouvre une portion ou la totalité de la paroi latérale perforée d'une loge sous-jacente appartenant au tour précédent, est définie ici comme « extension alaire » de la loge. Si les loges recouvrent une partie de la paroi perforée du tour précédent, nous la nommons involute. Si elle ne recouvre pas une partie perforée du test, nous l'appelons évolute (fig. 5).

Il existe une divergence d'opinion entre les spécialistes des grands foraminifères en ce qui concerne l'interprétation du caractère morphologique involute et évolute dans les Nummulitidés. Se fondant sur la connaissance des formes néogènes et récentes du Pacifique, C. W. Cole (1966) ne donne pas de valeur générique à ce caractère tandis que H. Schaub (1954), B. Golev (1965) et A. Blondeau (1972) définissent les genres à septes non plissés au moyen de ce critère en tenant compte de leur expérience des espèces paléogènes de la Téthys. Certains groupes paléogènes, néogènes et récents de foraminifères operculiniformes (voir partie systématique de ce travail) montrent cependant des loges involutes dans un stade de croissance juvénile, tandis que ces mêmes formes deviennent évolutes dans les derniers stades de croissance. En outre, le matériel récent (*O. ammonoides* et *H. depressa*) montre une variabilité de ce caractère dépendant de la profondeur du fond. Il me paraît évident que le caractère « évolute » ou « involute » ne peut pas servir à définir des genres dans cette famille.

Source : MNHN, Paris

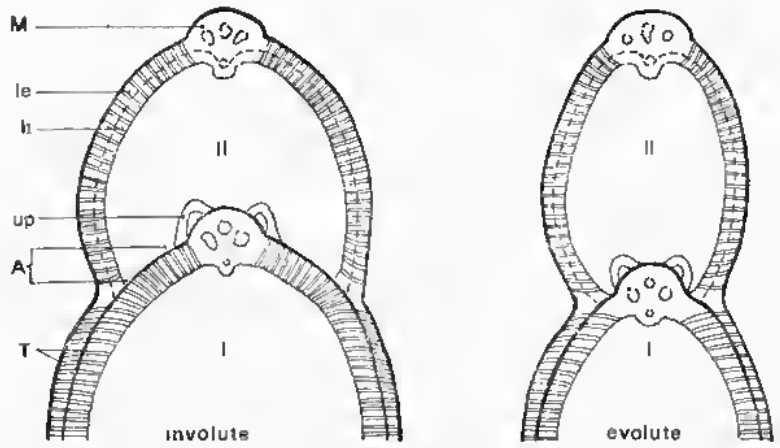


Fig. 5. — Signification des termes involute et évolute chez les Operculinidés. Schéma de la coupe axiale d'un Operculinidé. Sans échelle. Comparer pl. 2. A, B. I, II = Tours successifs de la spire. A = extension alaire de la loge. Le = lamelle externe. Li = Lamelle interne. M = corde marginale. T = Limite du tour de spire. up = plaque ombilicale.

LA STRUCTURE DU SEPTUM ET SA RÉSORPTION PARTIELLE

La dernière loge d'un Operculinidé est délimitée de son côté distal par la face orale toujours imperforée. La paroi orale est structurée. Elle est formée par deux couches superposées, le linéament interne et la lamelle externe, séparées par la couche médiane (« median layer »). La lamelle externe s'épaissit localement. Sur la surface externe, ces épaississements forment des côtes irrégulières disposées plus ou moins parallèlement au plan équatorial du test (texte fig. 6, pl. 3). A la courbure du septum, vers la périphérie du test elles se rapprochent en s'accentuant. A la base de la face orale elles rejoignent les structures du cordon spiral du tour précédent (voir plus bas). Ce schéma courant (Hansen et Reiss 1971) doit être différencié par l'observation suivante : la rangée irrégulière de petites ouvertures ou la fente située à la base de la face orale (figurée par Hansen et Reiss 1971, pl. 13, fig. 4 ; ici pl. 2) ne communique pas radialement avec l'intérieur de la loge mais latéralement avec le système des canaux. Les bouches des deux canaux spiraux (voir plus bas, p. 31) sont ainsi reliées temporairement par un canal en forme d'arc situé à l'intérieur du septum, dans la ligne suturale de la face orale au tour précédent. Les préparations ne permettent pas de décider si le canal temporaire s'installe dans la couche médiane en écartant la base des deux couches minéralisées de la paroi orale ou s'il est formé par un petit repli des deux couches minéralisées dans la ligne de suture basale. Quoiqu'il en soit, la dernière loge est fermée et ne communique avec le milieu ambiant qu'indirectement par le système des canaux.

Au moment de la formation d'une nouvelle loge, la dernière loge déjà formée est recouverte par celle en formation. Elle recouvre en particulier la face orale de la loge précédente par le côté proximal du linéament interne (« septal flap », Hansen et Reiss 1971), tandis que la lamelle externe nouvelle enveloppe les loges antérieures selon le schéma classique de lamellation (Smout 1954).

Le septal flap de la dernière loge et la face aperturale de la loge précédente forment ensemble le septum séparant deux loges. Entre ces deux éléments, il subsiste en principe un espace interloculaire dont les parois représentent une partie de la superficie externe du test. Chez les Operculinidés, l'espace interloculaire n'est pas continu puisque les deux parties du septum sont collées étroitement, surtout aux endroits où la lamelle externe de la face orale de la loge précédente était épaissie et formait des côtes lors de sa fonction originelle. Au point où les deux parties du septum ne sont pas collées étroitement, l'espace interloculaire est transformé en un système de cavités tubulaires par la résorption partielle de la paroi. En même temps, un dépôt mince de matériel correspondant à la lamelle externe peut tapisser les cavités interloculaires.

Source : MNHN, Paris

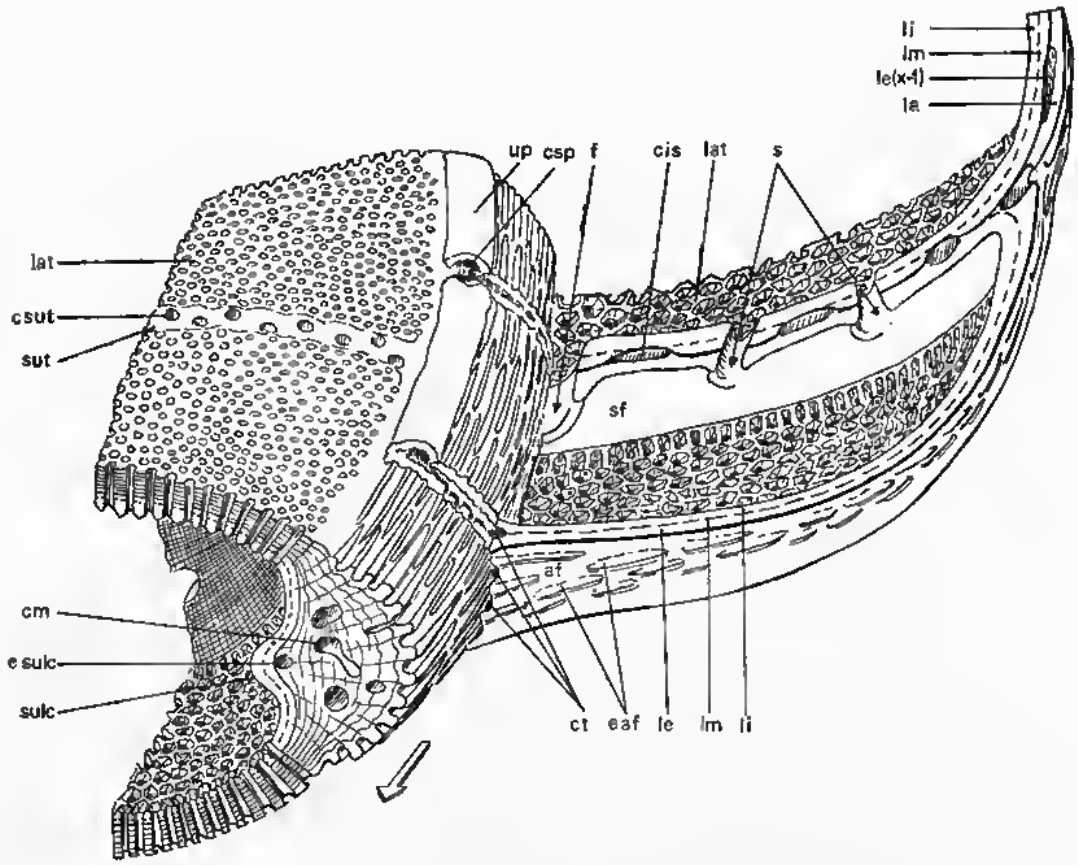


FIG. 6. — La structure des septes chez *Operculina*. Dernier septum et paroi orale de la dernière loge coupés dans le plan équatorial. Schéma sans échelle.

Légende alphabétique : af = face orale (*apertural face*) ; f = foramen principal (*intercameral foramen*) ; eis = canal intraseptal (*intraseptal canal*) ; cm = canal de la corde marginale (*marginal canal*) ; csp = canal spiral (*spiral canal*) ; csut = canal sutural (*sutural canal*) ; et = canaux et ouvertures temporaires à la base de la dernière loge (*temporary canals and apertures in last chamber*) ; eaf = côtes sur la face orale (*ridges on apertural face*) ; lat = paroi latérale, perforée de la loge (*lateral perforated chamber wall*) ; le = lamelle externe (*outer lamella*) ; le (x-1) = lamelle externe de l'avant-dernière loge (*outer lamella of penultimate chamber*) ; li = linéament interne (*inner lining*) ; lm = couche médiane de la paroi primaire (*median layer*) ; S = stolon (*stolon*) ; sf = *septal flap* ; sulc = sulcus ; sut = suture ; up = plaque ombilicale (*umbilical plate*). La flèche indique le sens de la croissance.

Immédiatement après la formation du septum, le foramen principal (« intercameral foramen ») et les foramina secondaires (stolons) sont formés par la résorption localisée de toutes les couches du septum (flèches dans la fig. 6). Ces phénomènes de résorption subsistent sans doute après la formation du septum car l'on observe des modifications successives de la forme du foramen principal dans les trois ou quatre dernières loges : l'arc du foramen devient plus vaste, plus régulier et le bourrelet périphérique s'épaissit graduellement vers l'intérieur de la coquille.

Dans beaucoup de spécimens fossiles d'Operculinidés, la base du septum des dernières loges n'est pas conservée. Ce phénomène frappant est trop fréquent pour être interprété comme un effet de conservation et de diagenèse. Je suppose plutôt que, dans certains groupes d'Operculinidés, les derniers septes sont résorbés avant la reproduction asexuée pour former un espace libre permettant le développement protégé des embryons.

Source : MNHN, Paris

LES PLISSEMENTS DU SEPTUM

Chez les Operculines, le septum forme un arc simple (fig. 7A). Un seul groupe, celui d'*O. complanata*, montre un plissement latéral du septum qui ne subdivise la loge que partiellement. Ce plissement concerne la totalité du septum (fig. 7B), c'est-à-dire le linéament interne, la lamelle externe primaire et le "septal flap ".

Chez les genres *Heterostegina*, *Cycloclypeus* et leurs alliés, la loge est subdivisée entièrement par les plis radiaux du septum. Les septes secondaires formés par ces plis possèdent un espace interloculaire sous forme d'un système de canaux intraseptaux disposés dans un seul plan médian intraseptal. Ils sont formés par conséquent par un repli du septal flap. La face septale de la loge précédente ne peut être impliquée dans la formation des septes secondaires. S'il en était ainsi, l'on devrait trouver deux espaces interloculaires paralléles, c'est-à-dire une disposition des canaux intraseptaux en deux plans.

Chez *Spiroclypeus* (fig. 7G), le septal flap est plissé dans le plan équatorial à la manière des Hétérostegines. En même temps, un plissement latéral, analogue à celui du groupe de *P. complanata*, concerne le septum en entier. En s'accentuant et en se décollant de la paroi latérale, le septum est replissé en arrière, recouvrant latéralement une partie de la loge antérieure. Sa jonction plus ou moins circulaire avec la paroi latérale prolongée également en arriére assure la formation des logettes latérales. Celles-ci communiquent avec la logette principale par l'espace resté ouvert au fond de la logette principale par le repli du septum. Notre matériel fossile ne permet pas de reconnaître s'il y a un système défini de stolons permettant une communication directe d'une logette latérale à l'autre analogue à celui des Orbitoididés.

Les plissements du « septal flap » dans le plan médian de la coquille sont toujours coordonnés avec la disposition géométrique des stolons.

LES SYSTÈMES DE STOLONS

Les communications entre les loges restent largement ouvertes à l'intérieur de tout le test. Elles sont tapissées par le linéament organique formant l'enveloppe primaire du protoplasme vivant des loges.

Ces communications entre les loges sont disposées selon des systèmes géométriques définis. Commun à tous les Nummulitidés à coquille spiralée, le foramen principal est unique. Il est situé à la base du septum, toujours symétriquement par rapport au plan de la spire de croissance, en forme d'arc plus ou moins large, bordé d'un bourrelet épais sur la partie distale du septum. Chez les formes à loges annulaires, le foramen principal a disparu. La communication entre les loges est assurée exclusivement par les foramina secondaires, c'est-à-dire les stolons.

Les foramina secondaires ou stolons sont nombreux. Chez toutes les formes à septes non plissés, ils sont distribués d'une manière irrégulière sur le septum, soit sur les côtés latéraux, soit au milieu du septum (fig. 7A). Chez les formes involutes, on en trouve aussi sur l'extension alaire du septum (voir fig. 9D). Plus la forme générale de la coquille est aplatie, plus les ouvertures secondaires montrent de tendance à se disposer dans le plan médian du test et à s'espacer d'une manière de plus en plus régulière. Leur direction est plus ou moins radiale. Il n'y a pas de correspondance entre la disposition sur un septum et celle sur les septa voisins comme dans les foraminiféres imperforés (Hottinger 1967, p. 21-24).

Lorsque le fond septal de la loge, le « septal flap », est plissé, la disposition des stolons devient strictement coordonnée à celle des plis (fig. 7). Dans le groupe de *Planoperculina complanata*, les stolons sont disposés en une seule rangée perçant le septum radialement. La bouche du stolon marque

Source : MNHN, Paris

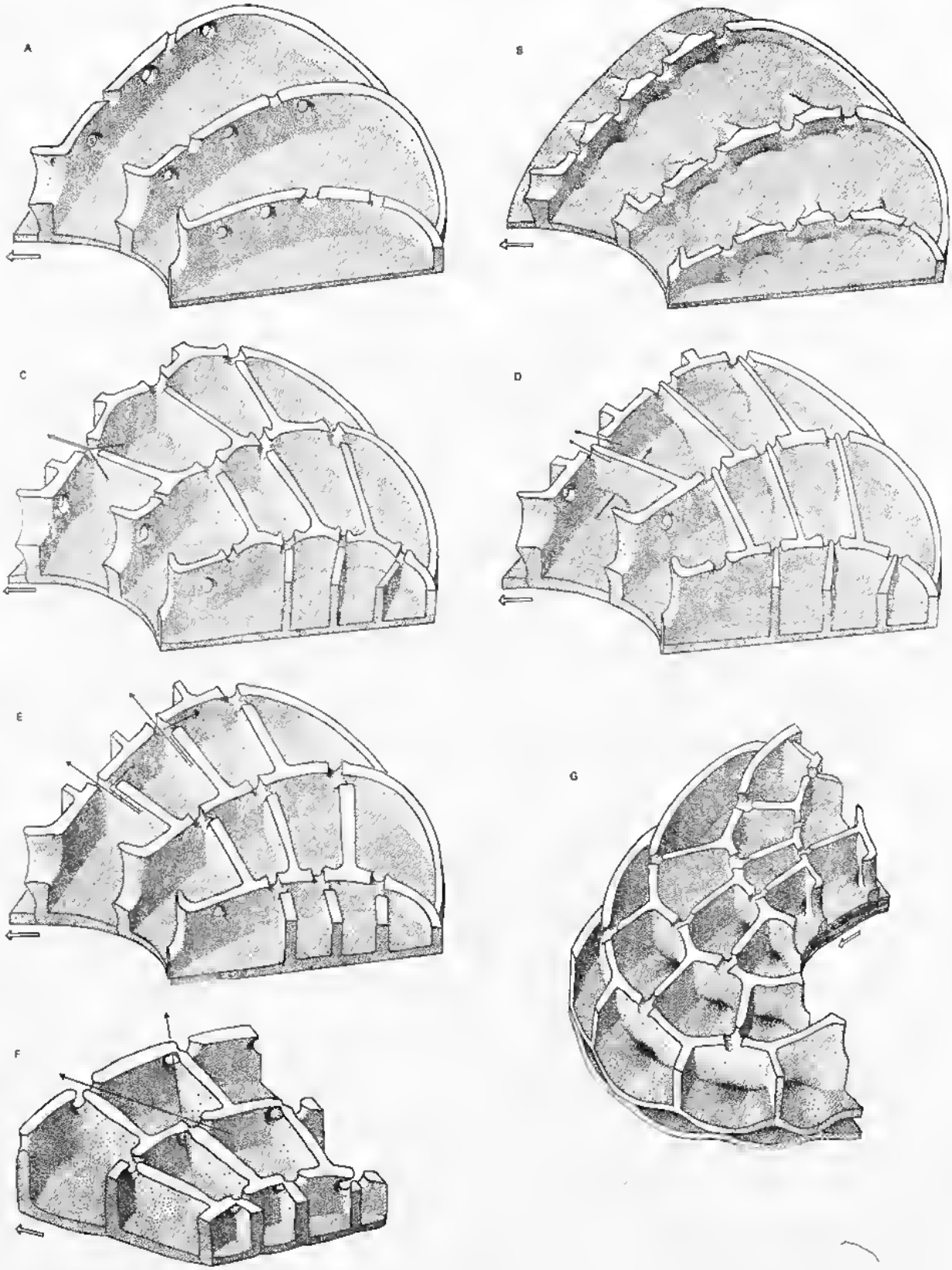


Fig. 7. — Le système de stolons. Schémas sans tenir compte de la lamellation du test, sans échelle. Flèches blanches : direction de la croissance. Flèches noires : axes des stolons. f : foramen principal. s : stolon.

A : Stolons radiaires ou obliques, irrégulièrement répartis : *Operculina* s. str.

B : Stolons radiaires alignés dans le plan médian, septum latéralement plissé : *Planoperculina* n. gen.

C : Stolons en Y ; septes secondaires complets : *Heterostegina*.

D : Stolons en Y devenant presque parallèles et radiaires ; passages latéraux par décollement latéral du septum : Hétérostégines planiformes ou plates.

E : Stolons en L ; un bras de l'Y est transformé en stolon annulaire médian : *Heterocyclina* n. gen.

F : Stolons en Y formant un système entrecroisé plus ou moins régulier : *Cycloclypeus*.

G : Stolons en Y ; parois latérales replissées en arrière pour former les logettes latérales : *Spiroclypeus*.

Source : MNHN, Paris

le milieu entre deux plis (fig. 7B). Souvent, les stolons s'aplatissent dans le plan équatorial du test (pl. 43, fig. 4). Je suppose que c'est un tel stolon aplati qui est scindé en deux parties proximales au grade structural suivant, quand les plis du « septal flap » touchent la face orale de la loge et participent à la formation des stolons « en Y » des hétérostégines.

Chez *Heterostegina depressa* (fig. 7C), le pli du « septal flap » touche la partie frontale de la loge, le « septal face », en divisant la loge en logettes. Alors que sur la partie basale, non plissée du septum primaire, quelques stolons radiaires simples sont disposés irrégulièrement ; la partie périphérique plissée porte un système régulier et défini de stolons complexes. A l'endroit où le pli du « septal flap » touche la paroi frontale de la loge, dans le plan médian du test, une bouche de stolon s'ouvre des deux côtés du plis. Les deux parties du stolon se rejoignent sous un angle de 45° environ. L'on obtient ainsi un système de stolons en Y dont le pied perce radialement la face septale.

Heterocyclina tuberculata (fig. 7E), forme mégalosphérique très plate à loges adultes devenant annulaires, montre une spécialisation du type Y des stolons. Le bras externe de l'Y est tourné de telle manière qu'il perce le pli du septal flap au lieu du septal face. Par simple rotation de ce bras distal, un stolon annulaire est formé reliant directement les logettes d'une même loge dans le plan médian du test.

Une autre disposition (fig. 7D) des communications annulaires est réalisée par *Heterostegina operculinoides*, espèce actuelle. Cette forme est caractérisée, comme la précédente, par des loges aplaties très longues qui, cependant, ne deviennent pas annulaires dans la génération mégalosphérique au moins. Ici, les stolons de l'Y ont tendance à se transformer en stolons radiaires presque parallèles. Par contre, la communication annulaire le long du front de la loge est assurée par un décollement latéral du pli du septal flap. A l'endroit où le septal flap est décollé, la surface interne de la paroi latérale de la loge est régulièrement perforée. Le décollement assez régulier du pli septal dans sa partie frontale forme ainsi une double communication annulaire qui n'est cependant pas un vrai stolon né par la résorption localisée du test.

Un décollement latéral analogue existe d'ailleurs sporadiquement aussi chez *Operculina ammonoides* (pl. 4). Les sections du corps protoplasmique montrent que le linéament organique est discontinu à cet endroit tandis que la membrane primaire continue à diviser le protoplaste. Celui-ci ne peut communiquer à cet endroit malgré la fente dans la paroi. Chez *Nummulites planulatus* et chez *N. cumingii*, formes involutes, l'on observe des communications entre les pointes des extensions alaires des loges (plx, texte, fig. 9D) qui me paraissent avoir la même origine. Leur présence régulière milite en faveur d'une fonction effective de communication.

LES SYSTÈMES DE CANAUX

Canaux interseptaux et marginaux

Construction

La face orale imperforée des foraminifères operculinoides est ornée de rugosités longitudinales sur la surface externe. Ces rugosités semblent canaliser le protoplasme des pseudopodes sortant de la coquille. La face orale occupe non seulement la partie frontale de la loge, mais aussi sa partie périphérique dans la zone équatoriale du test. L'on pourrait dire que la face orale est tirée vers l'arrière, jusqu'à l'endroit où la loge touche la partie périphérique de la loge précédente (fig. 8). Ainsi, une zone périphérique se forme, séparant les deux parois latérales perforées de la loge par une bande imperforée (« face marginale »). Tandis que la partie élargie, frontale de la face orale est ornée de rugosités, la partie étroite, périphérique a un aspect plissé. Les rugosités y sont plus continues et plus rapprochées. Dans les interstices, des fentes longitudinales devenant de plus en plus profondes apparaissent vers la partie postérieure de la loge. A l'intérieur de la loge, la partie périphérique imperforée se traduit par un bourrelet équatorial proéminent appelé sulcus qui est formé par le linéament interne (pl. 5B, C, D).

Source : MNHN, Paris

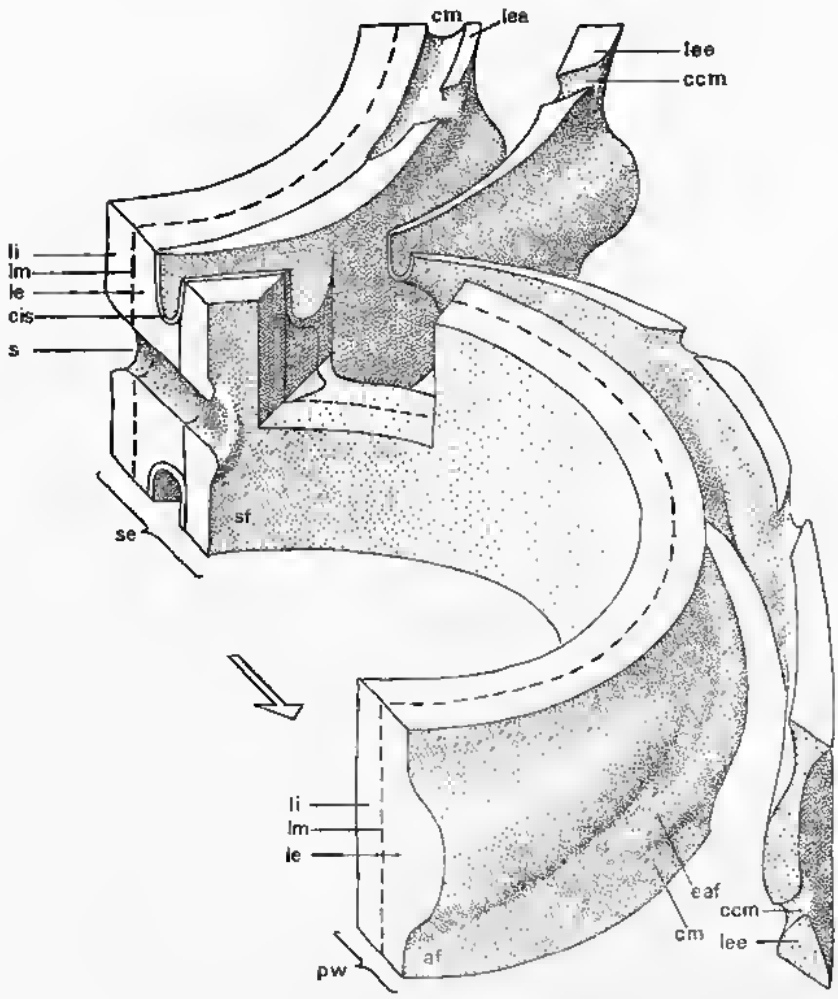


FIG. 8. — La construction des canaux par la superposition de lamelles successives. Schéma sans échelle.

Légende : af = face orale primaire (*apertural face*) ; ccm = canaux de communication entre des canaux marginaux successifs (*communications between successive marginal canals*) ; cis = canal interseptal (*interseptal canal*) tapissé par une lamelle externe ; cm = canal de la corde marginale (*marginal canal*) ; eaf = côtes sur la face orale formée par l'épaississement de la lamelle externe primaire (*ridges on apertural face*) ; le = lamelle externe (*outer lamella*) ; lee = lamelles externes des loges successives (*successive outer lamellas*) ; li = linéament interne (*inner lining*) ; lm = couche médiane de la paroi primaire (*median layer*) ; pw = paroi primaire (*primary wall*) ; s = stolon formé par résorption ; se = septum ; sf = septal flap. La flèche indique le sens de la croissance dans le plan équatorial du test.

Au moment où une nouvelle loge est ajoutée à la précédente, au cours de la croissance, la face aperturale de l'avant-dernière loge est recouverte par le « septal flap ». L'extension périphérique de la face septale est recouverte par le nouveau linéament externe recouvrant, sous forme de « lamelle », le test entier. Aux endroits où ces nouveaux éléments minéralisés ne se collent pas immédiatement sur la surface du test préexistant, un espace « vide » reste ouvert à la circulation du protoplasme.

Or, l'espace libre n'est pas formé passivement, c'est-à-dire par la superposition seulement des éléments minéralisés, lamelliformes. Le protoplasme vivant doit prendre une part active dans la formation de ces espaces ouverts. En comparant les structures externes découvertes, avec les cavités internes, recouvertes, l'on doit constater que pendant le processus de recouvrement, la forme et le nombre des cavités, à des endroits comparables, sont changés. Les rugosités sur la face orale sont plus irrégulières et plus nombreuses que les espaces interseptaux couverts après le dépôt du septal flap.

Source : MNHN, Paris

Les fentes sur la partie périphérique de la dernière loge sont plus nombreuses et plus irrégulières que les canaux périphériques recouverts dans l'avant-dernière loge. Ce changement géométrique des structures indique que le protoplasme intervient activement dans le façonnement des structures à l'intérieur des parois du test, soit en empêchant la minéralisation soit en résorbant des parties du test déjà minéralisé. Il est donc justifié d'appeler les espaces recouverts des « canaux ».

Géométrie

L'espace intraseptal transformé en canaux (« canaux intraseptaux ») et les canaux marginaux (dans la « corde marginale », « marginal cord » en anglais, « Dorsalstrang » en allemand) sont disposés d'une manière définie. La géométrie de cette disposition peut et doit faire partie des diagnoses pour les unités taxionomiques soit au niveau du genre soit au niveau de la famille.

Les canaux intraseptaux se composent toujours de deux éléments majeurs, latéraux, courant sous la surface de la suture des loges (canal latéral). Ils fournissent les canaux dans les « filets cloisonnaires » des Nummulites. Les deux canaux latéraux de chaque septum s'approchent du foramen principal et communiquent à la base du septum avec les canaux spiraux du système ombilical (voir plus bas). Les canaux latéraux communiquent entre eux par des canaux intraseptaux obliques et anastomosés (texte fig. 9 ; pl. 5, 6). A l'extrémité marginale du septum, les canaux interseptaux forment un plexus compliqué communiquant à son tour avec les canaux marginaux (pl. 6 E).

Le système de canaux dans la corde marginale est formé par un réseau polygonal en trois dimensions dont les mailles sont plus longues dans la direction marginale et plus courtes dans la direction radiale. Les canaux longitudinaux y suivent plus ou moins le contour du test tandis que les canaux courts ne sont que rarement radiaux ; le plus souvent ils forment un angle positif ou négatif assez important par rapport au rayon du test (pl. 5 A, B ; pl. 6 E).

Origines de la corde marginale

Sulcoperculina kugleri n. sp. (texte, fig. 9A, 15 ; pl. 15) fournit un modèle illustrant la génèse du cordon marginal par une extension de la face aperturale, imperforée sur la périphérie du test. La paroi y forme une invagination par un simple pli périphérique appelé sulcus. Cette structure péripbérique confère à *Sulcoperculina* un caractère intermédiaire entre un foraminifère rotaloïde et un Operculinidé.

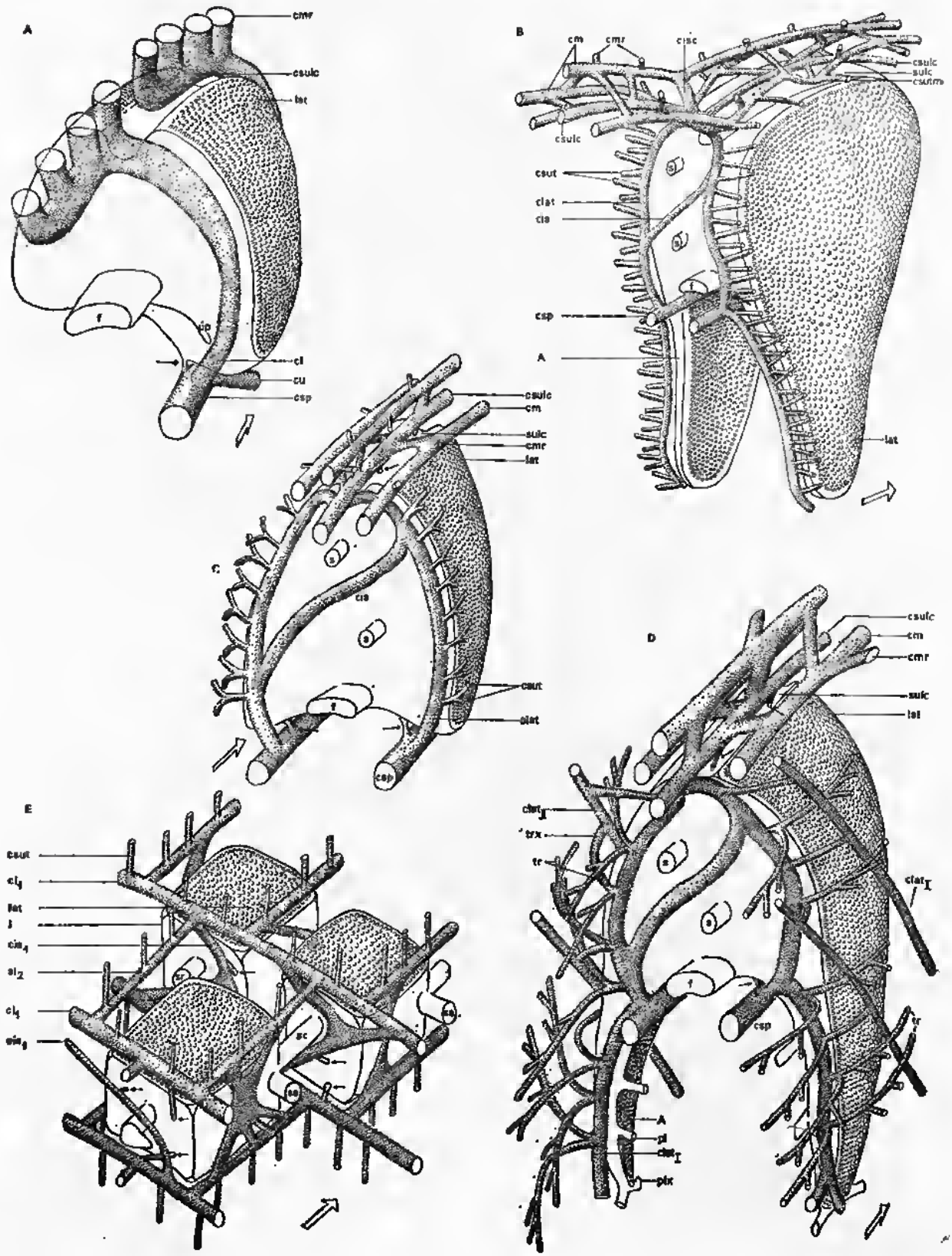
Le système ombilical y est encore rotaloïde car il consiste en un canal spiral unique avec un seul débouché ombilical par loge à la manière des *Kathina*. La structure ombilicale de *S. kugleri* n. sp., forme trochospiralée du Campanien, doit être dédoublée dans les espèces planispiralées du Maestrichtien. Le débouché ombilical du système des canaux y peut être perdu au profit des ouvertures marginales.

Dans *S. kugleri*, un seul canal intraseptal suit la suture ombilicale de la loge et s'infléchit ensuite dans le sulcus marginal. En se ramifiant, il y débouche radialement par une série d'ouvertures. Je n'ai pas trouvé de connexions marginales directes entre les canaux de deux loges successives.

Le degré structural suivant est réalisé par les représentants du genre paléocène *Ranikothalia*. Une multiplication des canaux marginaux y est combinée avec un système de connexions marginales directes et complexes entre le système intraseptal et les systèmes marginaux de deux loges successives (texte, fig. 9B). Le système intraseptal se complique et des débouchés suturaux simples s'installent sur les deux canaux latéraux.

Il n'y a qu'un petit pas à franchir pour arriver au système géométrique des Operculinidés (fig. 9C). Le volume des canaux y est réduit tandis que leur nombre augmente, surtout dans la corde marginale. Les différences fondamentales résident surtout dans la construction des débouchés suturaux, simples chez *Ranikothalia*, ramifiés chez *Operculina* et transformés en « trabécules transverses » (voir plus bas) chez *Nummulites*.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Le système ombilical

Le contact des parois latérales d'une nouvelle loge avec le tour précédent n'est pas une simple soudure. Tandis que le linéament externe continue sur la surface exposée du tour précédent, le linéament interne tapisse la plus grande partie de la surface de contact entre la loge et le tour précédent en colmatant les ouvertures et les rainures du cordon marginal sous-jacent (pl. 3, 5C, 6L). Mais, à l'endroit où le « septal flap » touche le fond de la loge, des deux côtés du foramen principal, le linéament interne se soulève en se pliant le long du bord latéral du cordon marginal du tour précédent, en laissant libre deux espaces plus ou moins parallèles (bourrelet pré- et post-septal pour Blondeau 1972). Ici aussi, deux canaux sont formés en partie passivement, par la superposition d'éléments lamellaires minéralisés et en partie activement, par la résorption de matériel minéralisé préexistant. Il en résulte deux canaux presque parallèles communiquant avec les canaux latéraux disposés latéralement dans chaque septum (pl. 6L, 7A).

La couche calcaire du linéament interne recouvrant le tour précédent est appelée toothplate par J. Hofker sen. (1968) et foraminal plate par Z. Reiss (Hansen et Reiss 1971). Elle est présente dans la dernière loge, mais elle subit des transformations successives dans les loges internes (comparer les tours internes, pl. 2B, C avec les dernières loges, pl. 3B, C). En particulier, le foraminal plate primaire des dernières loges est recouvert au cours de la croissance du test par des couches successives colmatant non seulement la soudure du « foraminal plate » avec le tour précédent mais aussi les rainures équatoriales du cordon marginal. Il en résulte une structure géométrique analogue à celle qui proviendrait d'une superposition d'un « foraminal plate » et d'un « umbilical cover plate » dans le sens de Reiss 1971 et de Müller-Merz 1975. Ainsi, la structure ombilicale des Operculinidés ne correspond pas tout à fait à celle, plus simple, des foraminifères rotaloïdes à « foraminal plate ». Je préfère appeler la partie minéralisée formant les structures ombilicales d'une manière neutre : plaque ombilicale. L'espace double restant libre à la circulation du protoplasme entre la plaque ombilicale et le tour précédent est appelé ici canal spiral. Il est l'homologue du canal spiral unique des Rotaliidés trochospiralés et du canal spiral double des Elphidiidés planispiralés.

Chez les formes involutes, et en particulier chez les Nummulites, la plaque ombilicale ne recouvre que la zone équatoriale du tour précédent, en enveloppant surtout sa corde marginale. Latéralement,

---

Fig. 9. — Systèmes des canaux chez les foraminifères operculiniformes.

Schémas sans échelle de la géométrie du corps protoplasmique correspondant à une seule loge d'un tour interne.

A : Suleoperculine trochospiralée, rotaloïde : *S. kugleri* n. sp., Campanien.

B : *Ranikothalia* sp. involute, Paléocène moyen.

C : *Operculina* sp., évolute, Paléocène supérieur à récent.

D : *Nummulites planulatus*, Éocène inférieur.

E : *Heterocyclina* n. gen. sp., récente.

Flèches noires : communications entre les cavités des loges et le système des canaux. Chez *Sulcoperculina*, l'état de préservation du matériel ne permet pas de décider s'il y a des communications marginales dans le suleus ou non. Flèches blanches : direction de la croissance. Le plan de la flèche est parallèle au plan équatorial du test.

Légende alphabétique : A = extension alaire des loges ; eis = canaux intraseptaux ; cisr = prolongements radiaires des canaux intraseptaux dans la corde marginale des Ranikothalia ; eis_1 = canaux intraseptaux dans le septum primaire ; eis_2 = canaux intraseptaux dans le septum secondaire ; cl = canal latéral ; el_1 = canal latéral du septum primaire (annulaire) ; el_2 = canal latéral du septum secondaire ; clI = canal latéral de la loge dessinée ; clII = canal latéral d'une loge d'un tour de spire suivant, superposé ; em = canaux marginaux ; cmr = débouché radiaire ou oblique des canaux marginaux soit vers l'extérieur soit dans les canaux spiraux du tour suivant ; esp = canal spiral ; c sulc = canal du suleus ; c sut = canaux suturaux ; c sut m = canaux suturaux marginaux chez *Ranikothalia* ; cu = canal ombilical chez *Sulcoperculina kugleri* n. sp. ; f = foramen principal ; l = loge ; lat = paroi latérale, perforée de la loge avec ses « cicatrices » des pores ; pl = passages latéraux de l'extension alaire de la loge au système des canaux du tour précédent chez *Nummulites* ; plx = passages par décollement du septum à la pointe de l'extension alaire de la loge ; s = stolon ; sa = stolon annulaire ; sr = stolon radiaire ; sulc = suleus ; tr = canaux suturaux à l'origine des trabécules transverses des Nummulites ; trx = canaux trabéculaires transformés en passage entre le système des canaux d'un tour de spire avec celui du tour suivant ; up = plaque ombilicale.

Source : MNHN, Paris

les parois perforées du tour précédent restent « nues » quand une nouvelle loge d'un tour suivant s'y ajoute. Les orifices des pores situés extérieurement à l'origine, s'ouvrent dans l'extension alaire de la loge superposée. Mais ces orifices ne permettent sans doute pas une circulation protoplasmique entre les loges d'un tour à l'autre par les pores, car ceux-ci sont bouchés par le linéament organique formant l'enveloppe primaire du protoplasme des loges.

Communications entre les loges et le système de canaux

Le protoplasme des loges n'est nulle part en contact direct avec le milieu ambiant. Il ne communique avec l'extérieur que par l'intermédiaire du système des canaux. Les passages permettant cette communication sont situés dans la zone équatoriale du test, soit directement sur la plaque ombilicale, soit sur le cordon spiral préexistant (pl. 3B, C ; 5-7). En outre, au toit de la loge, quelques passages radiaux s'ouvrent dans le sulcus marginal (Hottinger et Dreher 1974) (pl. 5D ; pl. 6F ; pl. 7). La disposition de ces passages est irrégulière. Nous n'avons pas trouvé un système géométrique définissable.

Chez les Nummulites involutes, des passages supplémentaires s'installent à la base de l'extension alaire du septum et communiquent avec les canaux intraseptaux du tour précédent (texte fig. 9D ; pl. 8C, D, F). Ils naissent par la transformation de canaux trabéculaires (voir plus bas) au moment où un tel canal, débouchant extérieurement à l'origine, est recouvert par les nouvelles loges du tour suivant.

Communications du système de canaux avec le milieu ambiant

Le système de canaux s'ouvre d'une part au fond des fentes de la corde marginale (texte fig. 9 ; pl. 6E, H), d'autre part à la surface latérale du test, dans la suture imperforée des loges, par des rameaux assez courts partant des canaux latéraux. Leurs orifices forment des ouvertures suturales. La disposition géométrique de ces ouvertures et la forme des canaux de communication, simples ou ramifiés, représentent des éléments structuraux importants utilisés ici pour les diagnoses génériques.

Chez les Nummulites en particulier, les ouvertures « suturales » sont situées plus ou moins loin de la suture, sur la paroi latérale de la loge. Par conséquent, la communication entre une telle ouverture et le canal sutural doit parcourir un chemin considérable, oblique dans la paroi latérale pour atteindre la zone suturale. Le long de ces canaux de communication, les pores de la paroi latérale sont écartés du parcours oblique des canaux (texte fig. 9D ; pl. 9). Il en résulte des extensions imperforées de la zone suturale pénétrant plus ou moins loin dans la paroi latérale perforée. Ces extensions imperforées, appelées trabécules transverses depuis le siècle dernier, sont une spécialisation interne de la paroi perforée. Ils ne servent certainement pas à améliorer la stabilité de la paroi latérale perforée, car ils ne forment pas de relief à l'extérieur de la paroi latérale. A l'intérieur, les pores tapissent régulièrement la surface interne de la loge sans traduire la présence des trabécules situés à l'intérieur de la paroi (pl. 9D, 10D).

Monifications du système de canaux en fonction de la disposition de loges

Chez les formes évolutes, operculiniformes, les canaux latéraux s'arrêtent à la hauteur des canaux spiraux avec lesquels ils communiquent des deux côtés de l'arc résorbé du foramen principal (texte fig. 9C ; pl. 8). Chez les formes involutes, chaque canal latéral a deux branches partant du canal spiral. La branche proximale suit l'extension alaire du septum sur toute sa longueur. Chez les Nummulites, certains canaux trabéculaires sont transformés par résorption en canaux de communication (trx, texte fig. 9D) entre des tours successifs du test au moment où un tel canal est recouvert par les loges du tour suivant (pl. 8, 9). Étant donné que les septes sont arqués et obliques par rapport au rayon du test, deux septes superposés dans deux tours successifs doivent se croiser (texte fig. 9D ; pl. 9D). Par

Source : MNHN, Paris

conséquent, les communications entre les systèmes intraseptaux appartenant à des tours de spire successifs doivent s'installer de préférence aux endroits où les septa et leurs extensions alaires se croisent. Moins souvent, ces communications s'installent à l'oblique en utilisant le tracé préformé du trabécule. En outre, ils se placent souvent aux endroits où l'extension alaire du septum croise le cordon marginal du tour sous-jacent (pl. 8A, B). Étant donné que les canaux courent toujours dans une partie imperforée du test, leur disposition correspond à celle des filets et des granules formant « l'ornementation » caractéristique des Nummulites. Les granules suivent de préférence le pas de spire ou elles s'installent plutôt sur les croisements des extensions alaires (Schaub 1951, p. 91, figs. 12, 13).

Le système des canaux dans les formes à septes secondaires

Les Nummulitidés à septes secondaires développent un canal latéral secondaire dans la suture latérale du « septal flap » plissé avec la paroi latérale (texte fig. 9E). Au moment où le septum secondaire, en touchant la face orale, devient complet, le canal sutural secondaire communique directement avec le canal sutural primaire du septum suivant. Des communications simples (verticales par rapport à la paroi latérale) s'installent entre les canaux latéraux (primaires ou secondaires) et le milieu ambiant. Leurs orifices sont alignés régulièrement sur les sutures.

On observe un degré structural intermédiaire entre les operculines simples et les hétérostégines à septes secondaires chez les planoperculines (groupe d' « *Operculina* » *complanata* Defr.). Ici, le septal flap n'est plissé que latéralement (texte fig. 7B ; pl. 43, figs. 3-5) et n'atteint pas la partie frontale de la loge. Les plis du « septal flap » hébergent des canaux latéraux secondaires partant du canal latéral en oblique, vers l'avant (pl. 41, figs. 4, 5). Ils sont analogues aux canaux trabéculaires des Nummulites qui sont dirigés cependant à la fois vers l'avant et vers l'arrière.

Le parcours oblique des canaux latéraux secondaires des planoperculines ne se traduit d'ailleurs guère par un écartement des pores sur la surface du test (pl. 42, figs. 5, 6, 7). Ce n'est qu'après la jonction du canal latéral secondaire avec le canal latéral primaire de la loge suivante (que l'on observe quelquefois dans l'extrémité marginale recourbée de la loge des planoperculines), que la trace du canal latéral secondaire devient visible à l'extérieur sous forme d'une suture septale secondaire comme chez les hétérostégines planiformes.

L'espèce actuelle *P. heterosteginoides* représente peut-être encore un degré structural plus « primitif », puisque les canaux obliques dans les plis du « septal flap » ont le calibre des canaux suturaux. Chez *P. complanata*, ce calibre est plus grand et correspond à celui du canal latéral. Donc, les canaux latéraux secondaires représentent peut-être des canaux suturaux transformés.

Au moment où les loges d'un Nummulitidé (*Cycloclypeus*, *Heterocyclina*) deviennent annulaires, le cordon marginal doit disparaître pour de simples raisons géométriques (fig. 18A). C'est la face orale de la dernière loge annulaire qui devient en même temps la face marginale du test entier et qui doit reprendre la fonction de la corde marginale. L'aspect morphologique de la face marginale d'une loge annulaire en traduit les conséquences. Parcourue de rainures profondes et comportant des canaux marginaux clos, elle ne montre aucun passage direct entre la cavité de la loge et le milieu externe (pl. 11B, C.)

Le système des canaux n'est modifié que légèrement pour s'adapter à une construction annulaire du test. Les canaux suturaux du septum annulaire sont déjà situés dans une position basale et latérale par rapport à la loge, analogue à celle des canaux spiraux. Ils reprennent leurs fonctions de distributeur principal ce qui se traduit par le volume accru des canaux latéraux et par l'installation secondaire des communications principales entre les cavités de la loge et le système des canaux (pl. 11D, E). Ces connexions, installées dans un test spiralé toujours à la base de la loge, sont situées en effet dans une position géométrique analogue, perçant le linéament interne représenté ici cependant par le « septal flap » de la loge annulaire au lieu de la plaque ombilicale. Je ne connais pas de communication frontale, perçant la face septale de la loge annulaire. Ceci paraît logique puisque le sulcus de la face marginale primaire disparaît dans une loge annulaire en même temps que la corde marginale.

Source : MNHN, Paris

LE PROTOPLASTE ET SA DIFFÉRENCIATION

L'ultrastructure du corps protoplasmique et de ses organites chez *Operculina ammonoides* et *Heterostegina depressa*, provenant de la Mer Rouge, fut étudiée par Hottinger et Dreher (1974). Résumons rapidement les éléments importants pour une interprétation fonctionnelle du test : l'ultrastructure du protoplasme dans le système des canaux diffère de celui contenu dans les loges (pl. 12). Tandis que le protoplasme des canaux traduit par sa richesse particulière en microtubules une fonction analogue à celle des rhizopodes libres, donc de transport, le protoplasme des loges contient surtout les organites ayant une fonction végétative générale et de reproduction : vacuoles de digestion et de magazinage, mitochondries, éléments de Golgi, noyaux, etc. En outre le protoplasme des loges héberge les symbiotes végétaux, unicellulaires situés habituellement en une seule couche sur la surface latérale perforée des loges, en contact étroit avec les orifices proximaux des pores.

La répartition du protoplasme différencié coïncide avec les différences géométriques fondamentales du système des cavités du test minéralisé. Le protoplasme mobile est restreint aux canaux tubulaires tandis que le protoplasme stable, végétatif se trouve dans les cavités des loges qui sont bien plus volumineuses. La géométrie du test traduit donc la division du travail permanent du protoplaste dans les foraminifères ayant développé un système de canaux.

La position particulière des symbiotes sous la surface latérale des loges pourrait indiquer une relation directe entre le système des pores et le métabolisme des symbiotes. D'un autre côté, la forme et la taille de la surface latérale relative au volume de la loge pourrait avoir une relation indirecte avec les besoins de lumière pour l'activité d'assimilation des symbiotes.

Source : MNHN, Paris

ÉCOLOGIE

INTRODUCTION

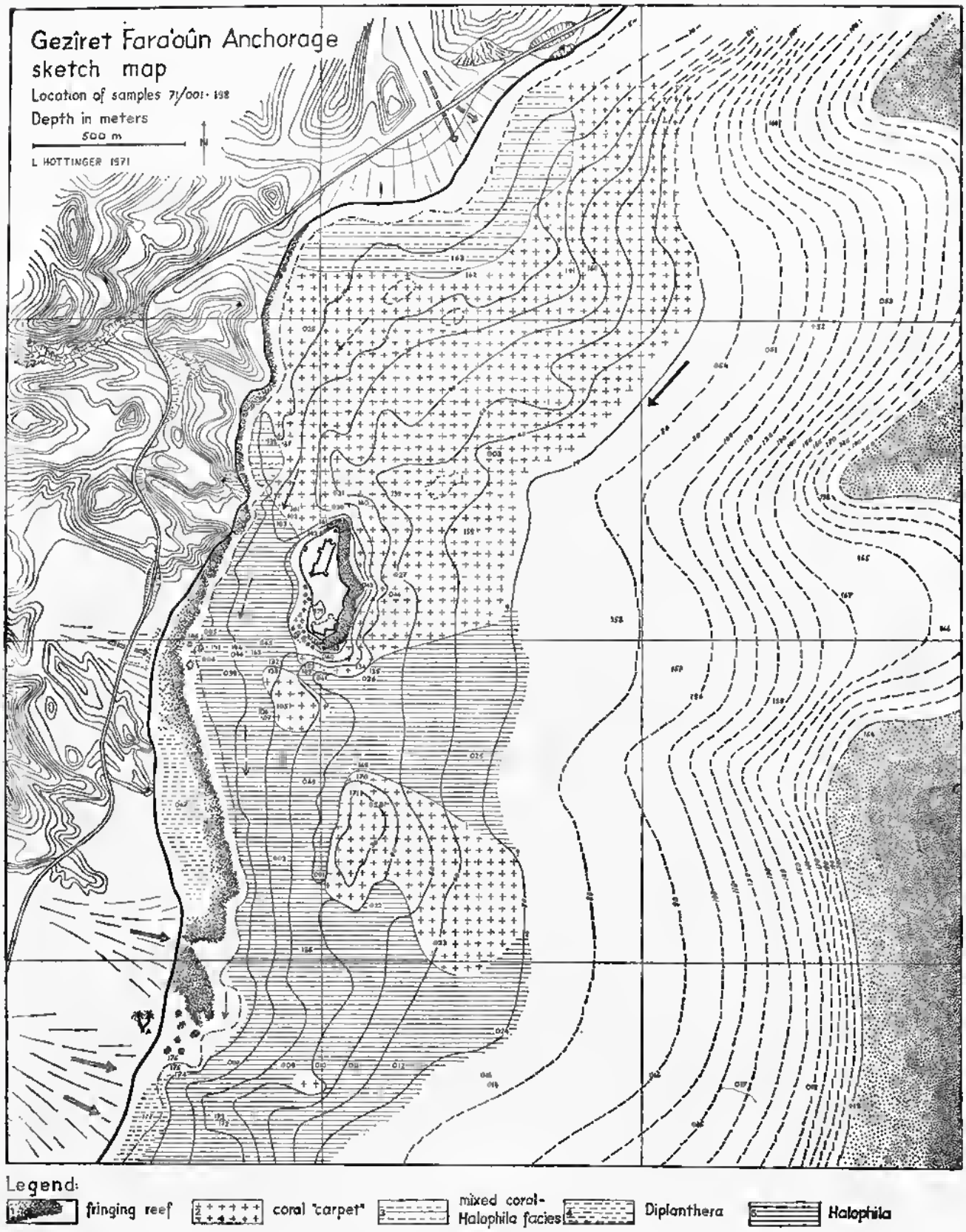
Les premières investigations écologiques sur les grands foraminifères en Mer Rouge, dans le Golfe d'Elat, se basent sur les observations *in situ*, en plongée autonome. Si les limites de répartition d'une espèce correspondent géométriquement à des limites d'un facteur écologique, il doit y avoir une relation écologique entre l'espèce considérée et ce facteur. La topographie sous-marine sert de système de repérage pour dresser la carte de répartition et des espèces et des facteurs écologiques. La méthode cartographique permet de formuler une première série d'hypothèses sur les relations entre une espèce et son milieu ambiant.

Or, la répartition des foraminifères vivants sur un substrat donné est extrêmement irrégulière et change rapidement au cours des saisons. Des zones de haute densité d'un diamètre de 50 cm à quelques mètres alternent avec des zones où l'on ne trouve guère un seul exemplaire vivant. G. Lutze (1965) décrit des exemples significatifs d'une telle répartition de foraminifères benthoniques correspondant bien à ceux que nous avons observés en Mer Rouge. Cette répartition, irrégulière dans le détail, en taches, ne dépend pas des facteurs écologiques majeurs mais plutôt de l'histoire individuelle d'un nombre restreint d'individus et de leurs descendants directs. Un modèle de répartition actualiste utilisable pour interpréter la paléoécologie des foraminifères, doit intégrer ces irrégularités individuelles et saisonnières. C'est pourquoi la répartition des thanatocoenoses est plus significative que la répartition des foraminifères vivants aussi longtemps que le transport passif des coquilles vides ne transforme par les thanatocoenoses d'une manière significative. En Mer Rouge, nous avons pu constater qu'un transport significatif de coquilles de grands foraminifères n'a lieu que dans les zones où un courant superficiel transporte des quantités considérables de sable le long de la côte. Au-dessous de la base des vagues, à 10 m de profondeur au maximum, tout transport latéral de sédiment grossier devient insignifiant par rapport au sédiment biogène formé et déposé sur place. Une étude détaillée des problèmes de transport sera publiée par ailleurs.

Dans le Golfe d'Elat, la température de l'eau ne change pas dans la zone euphotique. Il n'y a pas de thermocline. Cette particularité permet d'utiliser les isobathes de la topographie comme mesure relative de l'intensité de la lumière atteignant le fond sous-marin. Une correspondance entre la géométrie des isobathes et celle de la répartition d'une espèce dans les thanatocoenoses indique par conséquent une relation écologique entre une espèce et la quantité de lumière atteignant son milieu ambiant.

Dans la zone cartographiée, les substrats des foraminifères benthiques sont caractérisés par leur type de végétation. Les facteurs physico-chimiques nombreux régissant la végétation d'un type de substrat donné sont inconnus dans le détail. Ceci n'empêche pas de reconnaître des relations écologiques entre certains types de substrat et certaines espèces de grands foraminifères étant donné que les limites de certains types de végétation coïncident avec des limites de répartition de certaines espèces (fig. 10).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

RÉPARTITION DES OPERCULINIDÉS ACTUELS EN MER ROUGE

La cartographie des fonds sous-marins dans la zone euphotique autour de la petite île de Gezîret Fara'oûn, au S d'Elat (fig. 11) montre des relations écologiques très nettes entre les facteurs « substrat » et « intensité lumineuse » d'une part et les espèces operculinoïdes présentes au Golfe d'Elat : *Operculina ammonoides*, *Heterostegina depressa* et *Heterocyclina tuberculata*. Ces espèces vivent sur le sol, au pied des plantes formant la végétation, tandis que les grands Foraminifères à test porcellané, représentant les genres *Sorites*, *Amphisorus*, *Borelis* sont des épiphytes. La répartition de *Borelis schlumbergeri* en particulier ne dépend guère du substrat et paraît limitée surtout par l'intensité de la lumière atteignant le milieu ambiant.

Operculina ammonoides est restreinte à des profondeurs de 30 à 120 m. Sa plus grande fréquence se situe entre 45 et 80 m. En même temps, sa répartition est limitée à des substrats à grain fin, où la plante *Halophila* forme des prairies sous-marines (pl. 13A, B).

Heterostegina depressa, limitée à des profondeurs entre 30 et 75 m environ, se présente le plus souvent entre 40 et 60 m sur un substrat à grain grossier ou sur un substrat dur, à la base des colonies de madréporaires. Les aires de répartition des Operculines et des Hétérostégines sont complémentaires en suivant le motif géométrique du substrat sous-marin. Ils ne se superposent que dans une zone étroite à la limite inférieure de la répartition des madréporaires (pl. 13C, D).

Heterocyclina tuberculata enfin habite les étendues uniformes du « shelf » ouvert, recouvert par un sédiment à grain fin déposé très lentement. On la trouve à partir de 80 m de profondeur environ, en compagnie d'*Operculina ammonoides*, jusqu'à la limite de la zone euphotique à 150 m environ.

Les cartes de répartition reproduites ici (fig. 11) sont volontairement schématisées. Les données quantitatives seront publiées ailleurs. Cependant, les pourcentages des grands foraminifères trouvés dans une série d'échantillons (correspondante à une traverse le long du bord Sud de la région cartographiée) sont présentés ici à titre d'exemple sous forme de courbes (fig. 12). La répartition des grands foraminifères, telle qu'elle fut constatée à Gezîret Fara'oûn, se retrouve dans la région de Dabab, plus au Sud, et à Charm el Sbeik, à la pointe de la péninsule du Sinaï, où les conditions générales sont cependant bien différentes. Dans ces régions, les récifs sont beaucoup plus importants, l'énergie de l'eau en surface est plus grande et il y a des types de végétation (prairies de *Cymodocea* par exemple) qui manquent au N, au fond du Golfe d'Elat.

VARIATIONS INTRASPÉCIFIQUES EN FONCTION DE LA PROFONDEUR

Le rapport diamètre axial-diamètre équatorial, c'est-à-dire l'épaisseur, des grands foraminifères lenticulaires *Operculina ammonoides* et *Heterostegina depressa* varie considérablement en fonction de la profondeur de leur habitat (pl. 14). Les formes vivant entre 35 et 50 m de profondeur sont invo-

---

Fig. 10. — Carte sous-marine provisoire de la région de Gezîret Fara'oûn, au S d'Elat, Mer Rouge. Cette carte est un document de travail reproduit ici sans changements.

Légende : 1 = récifs frangeants ; 2 = corsux formant un tapis continu ; 3 = faciès mixte où *Halophila* pousse entre de petites colonies de coraux ; 4 = prairies à *Diplanthera* ; 5 = prairies à *Halophila*. Espace blanc entre 75 et 200 m : sédiments à grain fin, jaunâtres, couvrant la terrasse du shelf. Espace pointillé au-dessous de 200 m : talus continental.

Flèche noire : direction principale du vent par beau temps. Flèches à traits interrompus : courants de surfsce le long du littoral mouvant le sable au pied des récifs frangeants vers le Sud. La limite inférieure de cette ceinture de sable se situe entre 8 et 10 m de profondeur et correspond à la base des vagues (par beau temps et vents modérés). Flèches pointillées : direction de l'apport du sédiment terrestre (par mauvais temps).

Source : MNHN, Paris

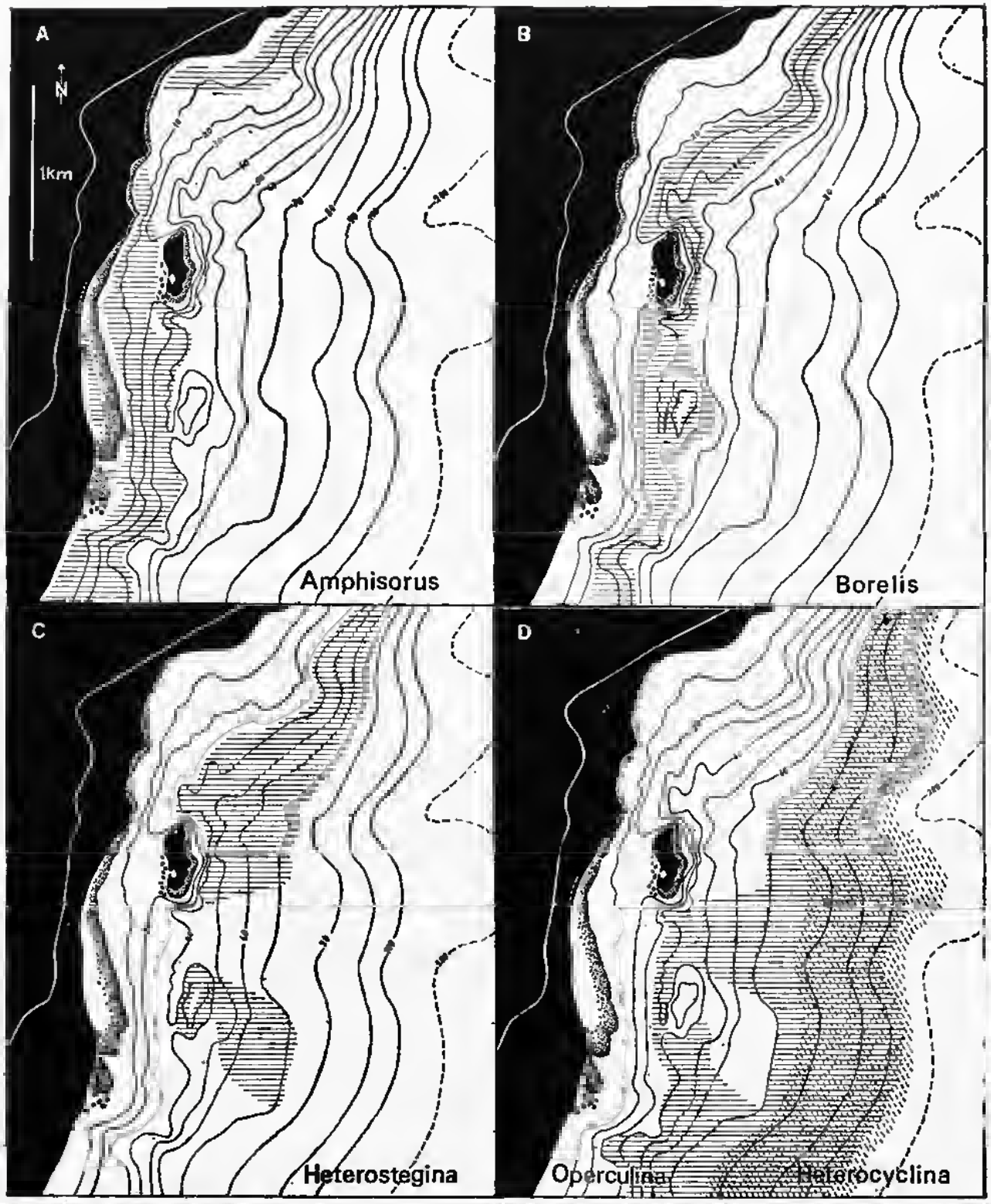


FIG. 11. — Répartition des grands foraminifères autour de Geziret Fara'oûn, au S d'Elat, Mer Rouge.

A : *Sorites orbiculus* et *Amphisorus hemprichii*. Dépendance du substrat et de la lumière (limite inférieure vers 40 m de profondeur).

B : *Borelis schlumbergeri* ne dépend que de la lumière : Limite supérieure vers 25 m, limite inférieure vers 45 m.

C : *Heterostegina depressa* : Répartition restreinte à un substrat dur entre 40 et 75 m.

D : *Operculina ammonoides* (hachures horizontales) : Répartition restreinte aux substrats mous entre 35 et 120 m environ. *Heterocyclina tuberculata* (hachures obliques) : Répartition à la limite de la zone euphotique entre 75 et 150 m environ, sur substrat mou.

Source : MNHN, Paris

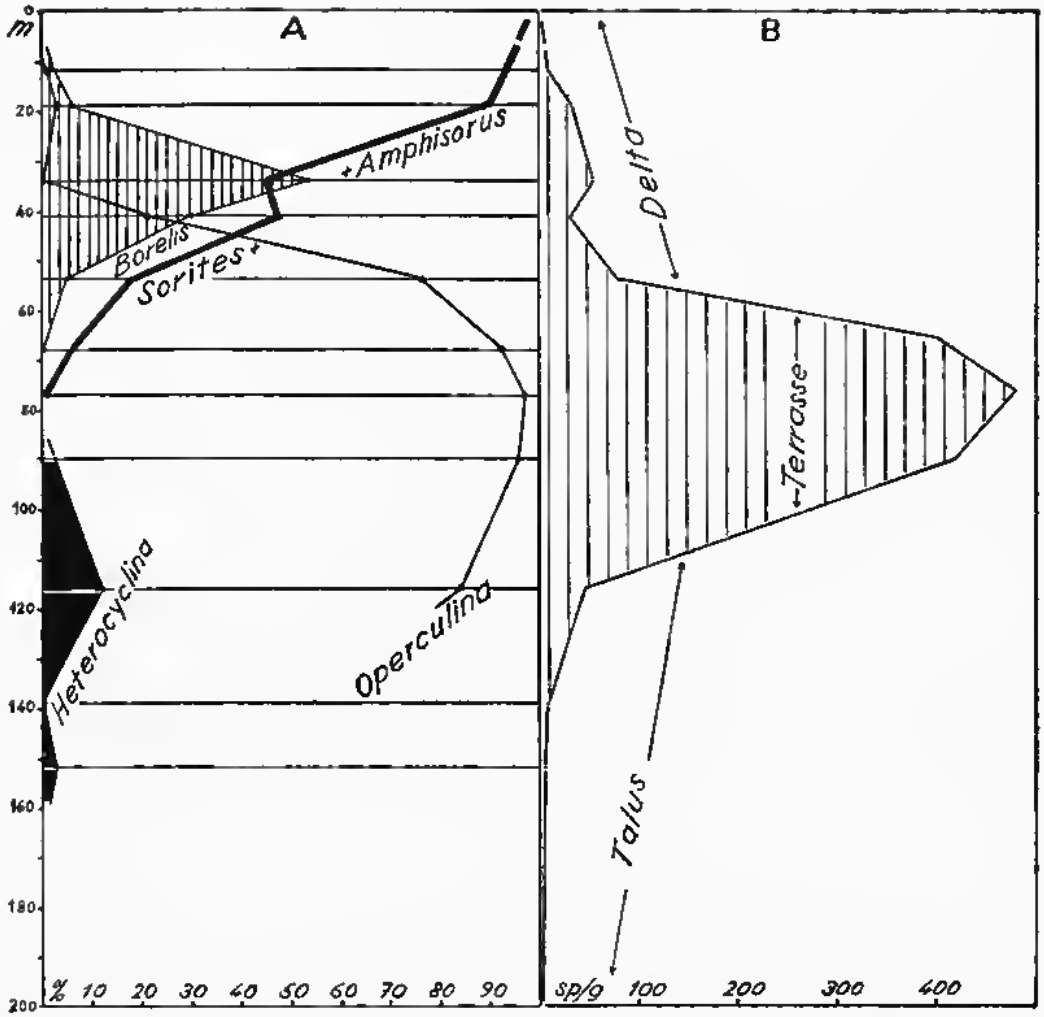


FIG. 12. — Répartition des grands foraminifères sur une transversale le long du bord Sud de la région cartographiée autour de Gezîret Fara'oûn, Mer Rouge.

A : Pourcentage relatif des représentants des genres *Borelis*, *Sorites*, *Amphisorus*, *Operculina* et *Heterocyclina*.

B : Nombre des spécimens de grands foraminifères par g de sédiment sec. Ce nombre reflète la topographie sous-marine régissant le taux de sédimentation. La réduction du nombre entre 100 et 150 m est due à la limite de la zone euphotique.

lutes et ont des parois épaisses. Leur spire de croissance est relativement serrée. Les formes provenant de profondeurs comprises entre 60 à 80 m et plus, sont plates, souvent totalement évolutes. Leurs parois sont minces, leur spire de croissance plus lâche. L'ornementation et en particulier les piliers interseptaux sont plus grands avec un relief plus prononcé dans les formes profondes plates, que dans les formes épaisses. Ces différences morphologiques ont une telle ampleur que le paléontologiste en ferait sans doute des espèces séparées dans un matériel analogue, fossile. Dans les faunes d'Elat cependant, il n'a pas été possible de séparer ces variantes morpbologiques. Dans les formes mégalosphériques, on constate une variabilité morphologique sans hiatus entre les formes extrêmes tandis que les formes microsphériques varient beaucoup moins et ne permettent aucune séparation morpbologique.

Source : MNHN, Paris

REPRODUCTION ET PROFONDEUR

Il est frappant de constater que le nombre relatif des formes microsphériques augmente en profondeur, en atteignant son maximum entre 80 — 100 m chez *Operculina ammonoides* et 60 — 70 m chez *Heterostegina depressa*. Entre 30 et 50 m de profondeur, les formes microsphériques sont très rares et souvent absentes : le mode de reproduction chez les foraminifères operculinoïdes est encore inconnu dans le détail. Nous savons qu'il y a deux générations morphologiquement distinctes. Leur dimorphisme a été reconnu dans la plupart des unités taxionomiquas fossiles et récentes distinguées actuellement. Le nombre relatif des formes B, assez élevé dans les formes paléogènes, est beaucoup plus bas dans les formes néogènes et récentes. Una étude systématique et quantitative est prévue. D'un autre côté, A. Röttger (1974) a réussi à faire reproduire asexuellement des formes A de *Heterostegina depressa* en culture. Cette espèce au moins a un cycle de reproduction où plusieurs générations mégalosphériques peuvent se suivre avant d'alterner avec une génération microsphérique. Par conséquent, l'on peut supposer qua la reproduction sexuée conduisant à la forme B n'a lieu qua dans certaines zones écologiques optimales tandis que dans les zones marginales de l'aire de répartition d'une espèce, la reproduction se bornerait au cycle asexué.

Les échantillons contenant le plus grand nombre relatif de formes microsphériques contiennent aussi le pourcentage le plus grand de coquilles jeunes démontrant une mortalité infantile extrêmement haute. Il est difficile à démontrer que cette mortalité est restreinte à la zone optimale de reproduction aussi longtemps que nous n'avons pas en main des données quantitatives sur le taux et les mécanismes de destruction des coquilles vidas au sol dans les différents milieux écologiques. En général, le taux de destruction doit être très proche du taux de production, puisque le taux de la sédimentation biogène dans le miliau récifal est toujours très bas, souvent nul, tandis que la production du sédiment sur place est considérable.

Source : MNHN, Paris

HYPOTHÈSES SUR LES FONCTIONS DU TEST

Si l'on compare les types structuraux rencontrés dans les genres de la famille des *Nummulitidae* s. str. (définie p. 9, 135 de ce travail), l'on peut concevoir un programme de croissance nécessaire pour réaliser la construction du test. Ce programme contient les éléments suivants : (1) test perforé et lamellaire, (2) dédoublement des septa par invagination, (3) foramen principal unique formé par résorption, (4) dépôt d'une plaque ombilicale (umbilical plate) symétrique, (5) extension de la face orale sur toute la périphérie de la loge et (6) apposition planispiralée des loges. Tandis que les éléments 1— 4 sont communs aux programmes de croissance chez les Rotalidés en général, la symétrie de la plaque ombilicale et sa limitation à la partie marginale du test, ainsi que les éléments 5 et 6 permettent la construction du cordon marginal qui est l'élément distinctif de la famille des *Nummulitidae*. Dans certains genres de cette famille, le programme est élargi par (7) le plissement secondaire du « septal flap » et (8) l'organisation d'un système de foramina secondaires (stolons). Ces éléments, nécessaires pour la réalisation constructive de la structure du test, doivent être fixés dans l'information génétique des représentants de la famille.

LES FONCTIONS DES LOGES

Le système des cavités hébergeant le protoplasme vivant et résultant de ce programme de croissance répond à des « exigences » biologiques que nous essayons de formuler de la manière suivante : les cavités de la loge doivent subdiviser le corps protoplasmique en compartiments dont le volume ne doit pas dépasser une certaine quantité. Cette exigence est commune à la large majorité de tous les foraminifères. Les exceptions à la règle sont rares (*Julienella* par exemple). Toutes les séries évolutives cependant traduisent une tendance apparemment contraire : avec l'accélération évolutive de la croissance, une partie de plus en plus volumineuse du protoplasme prend part à chaque pas de croissance (foraminifères à croissance annulaire par exemple). Dans ces cas, les loges correspondant à un pas de croissance sont subdivisées par des septes secondaires (plissement du septal flap chez les nummulitidés). Ce fait implique que les compartiments du test des foraminifères ne sont pas seulement le résultat de la croissance rythmée. Ils doivent avoir une fonction biologique que je suppose résider dans les besoins d'organisation interne du corps protoplasmique vivant dont le volume dépasse chez les grands foraminifères largement tout ce qui est « normal » dans le règne animal. Peut-être s'agit-il simplement des proportions entre la surface des enveloppes organiques du corps protoplasmique et son volume.

La formation des logettes latérales (chez *Spiroclypeus* par exemple) et les méandres réalisés par les extensions alaires des loges involutes chez les grandes Nummulites en particulier, représentent un autre moyen de subdiviser le corps protoplasmique en créant des compartiments nombreux. Cependant, ces structures latérales doivent avoir des fonctions particulières. Celles-ci sont entièrement inconnues encore, car les faunes tropicales actuelles ne nous fournissent guère des grands foraminifères présentant des structures comparables.

Source : MNHN, Paris

Tous les grands foraminifères observés en Mer Rouge peuvent en réduisant le volume des vacuoles, retirer leur protoplasme vivant dans les loges internes du test au moment où les conditions du milieu ambiant sont détériorées. L'animal réduit par cette rétraction sa surface qui le met en contact avec le milieu ambiant.

Le corps protoplasmique de la loge d'un foraminifère operculinoïde n'est en contact direct avec son limieu ambiant que par intermédiaire du système des canaux. Quoique protégé par son linéament organique, ce corps est exposé indirectement au milieu externe par les pores. La surface effective exposée ainsi y est définie par le nombre des pores et non par la superficie totale du corps plasmique. Étant donné que le nombre de pores est relativement restreint dans les tours internes par un espacement plus important, une rétraction du corps plasmique réduit la surface exposée d'une manière plus rapide que dans une forme imperforée, où toute la surface est exposée. Il y a donc là un mécanisme de protection extrêmement efficace utilisant les compartiments du test. Or, lors de la rétraction du protoplasme, plusieurs loges sont vidées à la fois. Dans les formes annulaires à septes secondaires, plusieurs loges annulaires sont évacuées d'un trait. Je n'ai jamais observé des loges annulaires remplies partiellement, où une cloison secondaire aurait délimité la masse rétractée du protoplasme. Donc, le volume du compartiment n'a pas de relation fonctionnelle ni avec la croissance, ni avec les mécanismes de protection contre un milieu ambiant défavorable.

La loge d'un Nummulitidé contenant un protoplasme à fonctions surtout métaboliques, sert en même temps de serre pour la culture des symbiotes végétaux. Si la position latérale des symbiotes observée dans les loges a une relation fonctionnelle avec la lumière, l'aplatissement relatif de la loge doit sans doute avoir une relation avec la quantité de lumière arrivant au fond de la mer. Cette hypothèse est soutenue par le fait que les représentants des Nummulitidés vivant à la limite inférieure de la zone euphotique sont beaucoup plus plats en présentant une surface latérale plus grande que les formes plus involutes habitant les eaux moins profondes.

Si au contraire, la position latérale des symbiotes n'est nécessaire que pour assurer l'échange de produits du métabolisme avec le milieu ambiant à travers les pores, les fonctions de la forme de la paroi latérale ne sont pas en relation avec la quantité de lumière mais avec la pression de l'eau dépendant de la profondeur de leur habitat. Il faudrait chercher ces fonctions dans des mécanismes assurant la formation d'un nombre maximal de pores avant la minéralisation de la paroi latérale, pendant la formation d'une loge nouvelle. Dans ce cas, on pourrait admettre que la pression du milieu ambiant aurait une influence sur le métabolisme de l'animal et de ses symbiotes. Le fait que l'on peut faire croître et se reproduire des Nummulitidés en culture, à des pressions correspondantes à la surface de la mer, milite contre cette deuxième hypothèse.

LES FONCTIONS DU SYSTÈME DE CANAUX

Le système de canaux fournit les orifices fonctionnels pour la sortie des pseudopodes de l'abri du test minéralisé. La présence du cordon marginal chez les Nummulitidés permet la sortie des rhizopodes à n'importe quel endroit de la périphérie du test chez des formes spiralées (fig. 13). Or, une des tendances évolutives générales chez les foraminifères consiste à construire un test aussi parfaitement discoïdal que possible par l'accélération de la croissance. Celle-ci aboutit chez *Cycloclypeus* par exemple à la formation de loges annulaires à face septale circulaire. Si l'on accepte de considérer cette tendance évolutive comme une adaptation à un mode de vie rationnel, le cordon marginal pourrait avoir une fonction analogue assurant à un Nummulitidé spiralé une face orale continue. Celle-ci assure une répartition égale des orifices tout autour de la périphérie, équivalente à celle de la face septale d'une loge annulaire. Une des fonctions d'une telle répartition est évidente : un grand foraminifère benthique ne peut se mouvoir que par la contraction linéaire des rhizopodes fixés au substrat à une certaine distance du test. Une répartition uniforme des orifices sur la périphérie assure un mouvement dans n'importe quelle direction indépendamment de l'orientation du test sur le sol. Un foraminifère n'ayant qu'une

Source : MNHN, Paris

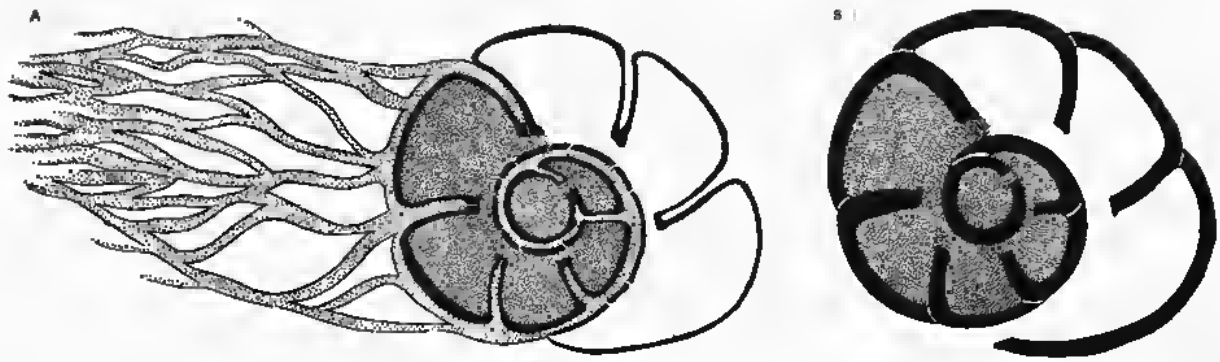


FIG. 13. — La fonction du système des canaux. Schéma sans échelle. Test minéralisé en noir ; protoplasme en pointillé.

A : Un foraminifère possédant un système de canaux peut sortir les pseudopodes pour se déplacer quand son protoplasme des loges est rétracté à l'intérieur du test.

B : Un foraminifère ne possédant pas un système de canaux ne peut pas faire sortir les pseudopodes pour se déplacer quand les dernières loges sont vidées par la rétraction du protoplasme.

face orale localisée doit se retourner pour se mouvoir dans une direction opposée à celle des ouvertures. Ce retournement est sans doute difficile au moment où le test dépasse une certaine taille, soit au cours de l'ontogénèse, soit au cours de la phylogénèse. Cette hypothèse expliquerait en même temps quelle serait la tendance des espèces de *Cycloclypeus* à former des loges annulaires tandis que chez *Heterostegina* et *Operculina*, cette tendance n'est pas réalisée, et n'est pas « nécessaire » malgré la taille considérable qu'atteint la coquille au cours de l'évolution.

Si, du point de vue de la mobilité, les deux modes de croissance des loges paraissent équivalents, le système du type *Cycloclypeus* à loges annulaires atteint une surface latérale donnée plus vite, avec un nombre restreint de pas de croissance que le système spiralé à cordon marginal (*Heterostegina* par exemple). Cet « avantage » du système des *Cycloclypeus* pourrait faciliter leur pénétration dans les milieux les plus sombres situés à la limite inférieure de la zone euphotique que les *Heterostegina* n'atteignent plus.

Je n'ai pas d'explication fonctionnelle pour la disposition des canaux parallèles à la périphérie du test, à l'intérieur du cordon marginal (pl. 7B, 11B). Cette disposition est pourtant tout à fait caractéristique pour les Nummulitidés tandis qu'elle est absente chez *Pellatispira* et chez *Siderolithes* et leurs alliés où les canaux percent radialement la périphérie imperforée du test. Les *Calcarina* récentes représentant ce type radiaire de canaux marginaux, n'ont guère été observées à l'état vivant. Elles sont répandues cependant dans des milieux bien différents de ceux des Nummulitidés. C'est pourquoi nous supposons qu'il doit y avoir effectivement une raison fonctionnelle pour la disposition différente des canaux.

Il y a un caractère structural commun à tous les systèmes de canaux étudiés jusqu'à présent et en particulier à tous les représentants des Nummulitidés : la disposition géométrique des canaux dans le test permet toujours une communication plus ou moins directe entre toutes les loges et les pseudopodes en coupant court la longue spire de croissance des loges liées entre elles par les foramina primaires et secondaires. Cette connexion directe entre les loges des tours internes avec les pseudopodes sortant du cordon marginal se traduit directement par la géométrie dans l'espace des cavités du test. Ce fait doit être mis en relation avec l'observation suivante : en culture, l'on voit souvent des Operculines à protoplasme rétracté se mouvoir sur le substrat. Les formes sans système de canaux (*Amphisorus*, *Sorites*, etc.) ne se déplacent pas à l'état rétracté. La raison en est simple. Si les foramina servent à la sortie des pseudopodes, ceux-ci doivent être retirés à l'intérieur du test au moment où le protoplasme des loges se rétracte à l'intérieur du test.

Ceci est nécessaire pour de simples raisons géométriques si le corps protoplasmique doit garder sa continuité (fig. 13). Un foraminifère possédant un système de canaux assure la continuité de son

Source : MNHN, Paris

corps entre les loges les plus internes et le système des pseudopodes par « le court-circuit » ingénieux du système des canaux. Ce mécanisme permet au foraminifère d'étendre ses pseudopodes à l'état rétracté en lui permettant de s'éloigner d'un milieu ambiant défavorable.

Je suppose que c'est la faculté de s'éloigner à l'état rétracté, l'avantage d'être mobile à l'état protégé, qui permet aux foraminifères operculinoïdes de vivre directement sur le sol où le détritus organogène est déposé, créant sans doute par la putréfaction d'animaux morts, des microclimats défavorables. Les grands foraminifères sans système de canaux, cependant, sont des organismes épiphytes vivant sur les feuilles libres des plantes où l'eau circule librement en créant un milieu uniforme.

Source : MNHN, Paris

SYSTÉMATIQUE

INTRODUCTION

La recherche du « pourquoi » dans l'étude des foraminifères operculiniformes ne peut mettre à l'écart l'analyse historique de ce groupe. Cette histoire est documentée par un grand nombre de formes fossiles qu'il faut classifier d'une manière systématique. L'état actuel des connaissances sur l'inventaire de ces formes ne suffit guère pour esquisser le développement phylogénétique du groupe et pour dégager les tendances. C'est pourquoi une révision systématique doit être tentée ici quoiqu'elle soit nécessairement incomplète et typologique. Un index critique des noms d'espèces est donné à la fin de cet ouvrage. Il complète à sa manière l'inventaire des espèces qui ne peuvent être définies en détail dans la partie systématique.

La méthode typologique de classification conduit à figurer plusieurs spécimens de chaque espèce pour que le lecteur puisse tenir compte de la variabilité intraspécifique. Une échelle de grossissement uniforme des reproductions photographiques (× 10) fut adoptée pour faciliter les comparaisons entre les espèces voisines. Les dessins dans le texte sont reproduits cependant au grossissement 20 pour que le déterminateur utilisant ce travail puisse comparer les dessins imprimés directement avec ses dessins à la chambre claire. A mon avis, de tels dessins sont nécessaires pour une détermination précise des espèces. Ils ne peuvent être exécutés à la main à un grossissement inférieur à 20 s'ils doivent rendre les particularités spécifiques de la morphologie.

Les caractères spécifiques ne peuvent être reconnus qu'en section équatoriale. L'ornementation externe indique les caractères de groupe. La coupe axiale est peu caractéristique. Elle peut fournir des indications sur les caractères de groupe mais elle ne permettra qu'exceptionnellement de déterminer l'espèce. Par conséquent, un matériel consistant en spécimens dégagés est nécessaire pour une détermination spécifique tandis que des sections en plaque mince d'une roche dure ne peuvent satisfaire les exigences d'une détermination rigoureuse.

Les listes synonymiques données ici sont volontairement incomplètes. Elles ne comportent que les citations que j'ai pu vérifier moi-même en me basant soit sur les figures du travail cité soit sur des topotypes ou des types.

Le moyen le plus efficace pour préciser la signification d'une espèce est l'analyse d'une association faunistique de la localité type fournissant un paradigme abondant de topotypes. Les localités d'où provient le matériel décrit ici ne sont indiquées cependant que sommairement. Pour une description détaillée des localités et de leur position stratigraphique le lecteur se réfèrera au moyen de l'index des localités soit à l'étude sur les Alvéolines éocènes (Hottinger 1960), soit à la monographie sur les Nummulites que H. Schauh est en train de préparer pour l'impression dans les Mémoires Suisses de Paléontologie. Le matériel figuré ici est déposé au Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle (Suisse) s'il n'y a pas d'indications particulières à ce sujet dans les légendes des figures.

Les définitions génériques proposées ici sont discutées à la fin de la partie systématique, après les descriptions spécifiques, car le genre représente un regroupement plus ou moins artificiel des espèces. Si la conception du genre adoptée ici à priori suit la règle générale pour les grands foraminifères du Mésozoïque et du Tertiaire selon laquelle les genres doivent correspondre à des types de structure,

Source : MNHN, Paris

il est néanmoins nécessaire qu'un tel regroupement reflète en même temps la phylogénie des espèces en respectant l'ordre chronologique dans lequel elles apparaissent dans la succession des dépôts sédimentaires.

RÉVISION SYSTÉMATIQUE DES ESPÈCES

Description de *Sulcoperculina kugleri* n. sp.

Les sulcoperculines du Crétacé supérieur des Amériques tropicales ne sont pas, à mon avis, les prédécesseurs directs ni des *Ranikothalia* ni des *Operculina*. Leur structure fournit cependant un modèle illustrant un type intermédiaire entre celui d'une *Rotalia* et celui d'un foraminifère operculinoïde. Tandis que la structure ombilicale des *Sulcoperculina* est analogue à celle des *Rotalia*, et plus particulièrement à celle des *Kathina*, la région marginale du test est différenciée par un cordon marginal simple consistant en un seul canal du sulcus avec ses ramifications radiales. L'espèce nouvelle *S. kugleri* érigée ici en me basant sur de nombreux spécimens dégagés du Campanien de la Jamaïque montre cette structure intermédiaire d'une manière particulièrement nette.

Pour des raisons diverses je ne peux me rallier à l'opinion de mon collègue S. H. Frost (1974) qui regroupe les 9 espèces du genre *Sulcoperculina* décrites jusqu'à présent en une seule espèce et trois sous-espèces « écologiques ». Quoiqu'il en soit, la population utilisée ici pour l'analyse structurale est particulièrement homogène. La variabilité intraspécifique est restreinte à tel point que je me crois obligé d'ériger une espèce particulière pour ce groupe de spécimens trochospiralés et sans doute primitifs par rapport aux formes maestrichtiennes.

Sulcoperculina kugleri n. sp.
(Texte, figs. 14, 15 ; pl. 15).

Holotype : pl. 15, fig. 12.

Localité type : Green Island, Jamaïque. Localité type de *Pseudorbitoides trechmanni* H. Douvillé, 1922. Détail et indications bibliographiques voir P. Jung, 1970.

Niveau type : Campanien, Crétacé supérieur. Discussion voir Jung, 1970.

Dérivation du nom : En honneur de Hans G. Kugler, géologue et naturaliste ayant consacré la plus grande partie de sa vie à l'exploration géologique des Caraïbes.

Caractères externes : Sulcoperculine trochospiralée à contour lenticulaire épais en section axiale. Le diamètre équatorial ne dépasse guère 1 mm. Le rapport du diamètre équatorial au diamètre axial varie de 1,3 — 1,5. Le côté dorsal est toujours moins bombé que le côté ventral. Vu de l'extérieur, le côté dorsal est lisse. Les septes des loges ne sont visibles qu'en transparence.

Le côté ventral fortement bombé est dominé au centre par un gros pilier ombilical séparé des parois ventrales des loges du dernier tour par une fossette circulaire ou légèrement sinueuse. Les ouvertures ombilicales débouchent dans la fossette. Les sutures ventrales des loges sont bien visibles, souvent déprimées, quelquefois ornées par une rangée de pustules ornementales de chaque côté.

Fig. 14. — *Sulcoperculina kugleri* n. sp. Dessins à la chambre claire. Topotypes mégalosphériques provenant de la Jamaïque. Campanien (Crétacé supérieur).

A, B : Coupes axiales plus ou moins bien centrées. Coupes longitudinales des septes en pointillé. × 50.

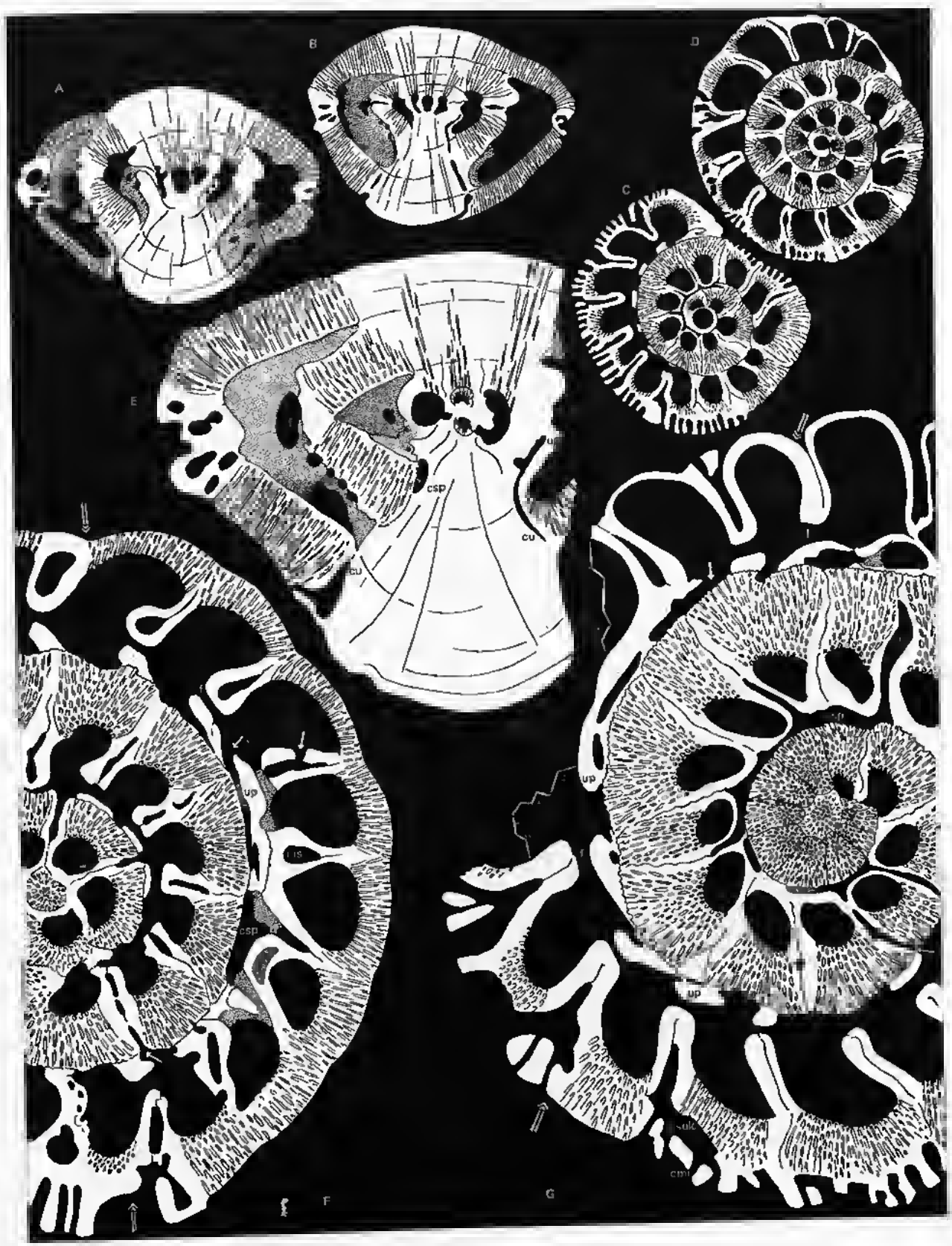
C, D : Coupes équatoriales. × 50.

E : Coupe axiale mal centrée d'un spécimen incomplet. Coupes longitudinales des septes en pointillé. × 175.

F, G : Coupes légèrement obliques, presque parallèles à l'équatoriale. La ligne d'intersection du plan de la coupe avec celui de l'équatoriale est marquée par une double flèche.

Légende : cis = canal intraseptal ; cmr = canal marginal radiaire ; csp = canal spiral ; csulc = canal du sulcus ; cu = canal ombilical ; f = foramen ; up = plaque ombilicale. Communications entre le système des cavités des loges et le système de canaux marquées par des flèches simples.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

La périphérie du test montre une ornementation particulière qui est caractéristique pour le genre. Dans la dépression marginale du sulcus il y a d'abord des côtes ornementales basses, verticales par rapport au plan défini par la périphérie du test. Ces côtes, visibles comme des traits verticaux plus ou moins réguliers sur la périphérie des coquilles jeunes ou usées, ont été appelées « platelets » par les auteurs américains (voir Frost 1974). Dans les coupes, elles ont été confondues avec les parois imperforées du sulcus subsistant entre les canaux marginaux radiaires. Les coquilles adultes, bien conservées de notre matériel montrent que les côtes verticales se ramifient vers l'extérieur en formant des séries de boutons (fig. 14). Ces côtes ornementales ressemblent à celles qui subdivisent l'espace interseptal des *Cuvillierina* et qui ornent leurs dépressions suturales. Si l'on admet que le sulcus est une prolongation marginale de la face orale imperforée, les côtes de *Sulcoperculina* et de *Cuvillierina* seraient homologues.

Caractères internes : Diamètre de la mégalosphère 60 — 80 µm. Le dernier tour dont le rayon ne dépasse pas 0,5 mm, se compose de 14 — 15 loges. La loge est légèrement involute du côté dorsal, entièrement involute du côté ventral.

La structure ombilicale est rotaloïde (texte, figs. 14, 15). La plaque ombilicale forme un bourrelet qui longe le côté ventral de la zone marginale du tour précédent et qui s'étend d'un bout à l'autre de la loge. En même temps, le fond ventral de la loge recouvrant le tour précédent est entièrement tapissé par une extension particulière de la plaque ombilicale. Le « septal flap » et l'extension ventrale

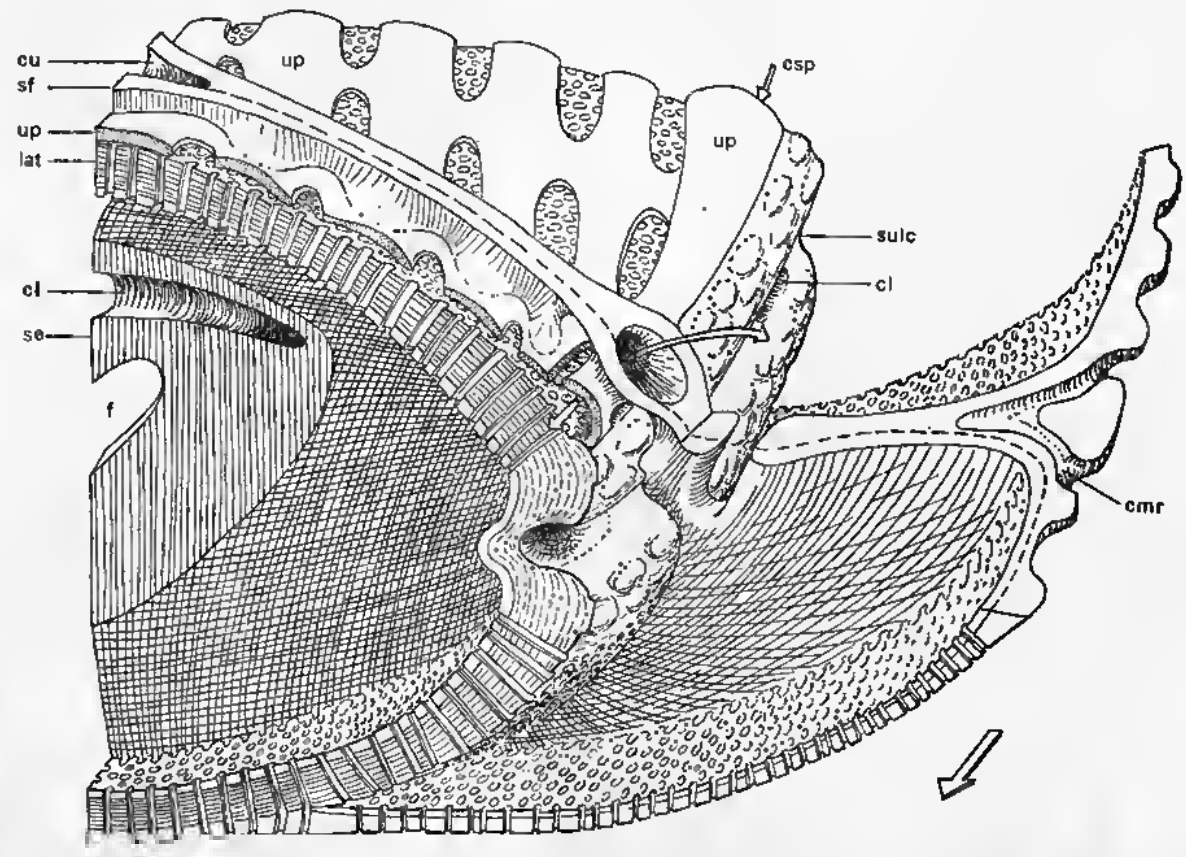


Fig. 15. — La structure ombilicale de *Sulcoperculina kugleri* n. sp. Schéma sans échelle.
cl : canal latéral unique représentant le système intraseptal.
Dans le septum sectionné du tour externe, la flèche marque le départ du canal latéral à partir du canal spiral (csp). Le canal latéral aboutit à la périphérie et s'ouvre à l'extérieur par les canaux marginaux, radiaires (cmr). cu = canal ombilical ; f = foramen ; lat = paroi latérale, perforée ; se = septum ; sf = « septal flap » ; sulc = sulcus et ses ornements marginaux plus ou moins résorbés sur l'avant-dernier tour de spire, avec les embouchures des canaux latéraux du tour précédent ; up = plaque ombilicale.

Source : MNHN, Paris

de la plaque ombilicale se rejoignent le long d'une ligne sinueuse en formant un angle droit. Dans les sinuosités de cette ligne des ouvertures s'installent menant de la cavité de la loge aux cavités intraseptales. Des ouvertures analogues s'installent dans l'angle formé par la face orale du septum distal de la loge et le long du bourrelet. En outre, l'extension de la plaque ombilicale montre des discontinuités régulières qui s'alignent sur les ouvertures aux angles de la loge. L'extension ventrale de la plaque ombilicale prend par conséquent une allure de grille grossière qui recouvre le tour précédent en se collant à sa surface. Il y a un seul canal ombilical par loge, partant du canal spiral et débouchant à la périphérie du pilier central ombilical.

L'ornementation de la zone marginale est résorbée au moins partiellement au moment où le tour suivant la recouvre. Un nombre restreint de canaux marginaux radiaires du tour précédent s'ouvrent dans la cavité de la loge tandis que d'autres canaux radiaires sont bouchés. Le foramen principal, formé sans doute par résorption, est assez haut et vaste, souvent sans bourrelet distal. Dans le toit marginal de la loge, je n'ai pas remarqué de communications directes entre la cavité de la loge et le canal marginal du sulcus. Quoiqu'il puisse y avoir des pores de la paroi latérale qui débouchent dans un canal du système marginal, une connexion marginale entre la loge et le système des canaux n'existe pas à cet endroit, puisque les pores sont bouchés par le linéament organique à l'état vivant du foraminifère. Par contre, l'on observe des passages dans le septal flap entre le système intraseptal et la cavité de la loge.

Dans la zone marginale, les canaux radiaires sont alignés en une seule rangée équatoriale pendant les premiers stades de croissance (voir texte, fig. 9A, p. 30). Dans les stades adultes ou séniles, les canaux radiaires peuvent former un angle plus ou moins important par rapport au plan équatorial. Le matériel n'est pas suffisamment bien conservé pour juger si les canaux radiaires peuvent ou ne peuvent pas se subdiviser.

Rapports et différences : Cette espèce nouvelle se distingue des espèces décrites jusqu'à présent (voir Ellis et Messina 1967 ; Frost 1974) par la dispostion nettement trochospiralée des loges. Les éléments structuraux ombilicaux et en particulier la plaque ombilicale sont plus développés dans *S. kugleri* n. sp. que dans les espèces érigées jusqu'à présent où l'on n'a guère remarqué leur présence. Les proportions du test la rapprochent le plus de *S. obesa* de Cizancourt, 1949. Selon Frost (1974, p. 270) elle rentrerait par conséquent dans le « groupe de *S. globosa* ». A l'état actuel des connaissances, il est difficile de décider, lesquels des spécimens figurés jusqu'à présent seraient à inclure dans *S. kugleri*.

Quant à la position du genre *Sulcoperculina* au sein de la famille des *Nummulitidae* et ses relations avec les *Rotaliidae*, il ne faudra discuter la question qu'après avoir revu la structure marginale des genres *Pseudosiderolites*, *Siderolites*, *Miscellanea* et *Pellatispira*.

Deux espèces du genre *Ranikothalia*

Je n'ai pas l'intention de réviser ici systématiquement les espèces de ce genre paléocène. Il est pourtant nécessaire d'en présenter deux pour que le lecteur puisse les comparer avec certaines espèces d'*Operculina* et de *Nummulites* qui leur ressemblent, parce que leurs loges sont disposées d'une manière analogue.

D'un autre côté, les deux espèces du Moyen Orient présentées ici sont importantes du point de vue stratigraphique (Hottinger, 1971). Leur répartition stratigraphique peut être précisée ; il est certain qu'elles se succèdent dans le temps. Conçues à une époque où l'on ne pouvait pas séparer autant de niveaux biostratigraphiques qu'actuellement (Davies et Pinfold, 1937, p. 67), *R. nuttalli* fut considérée contemporaine avec *R. sindensis*. Elle en fut distinguée par la disposition involute, nummulitiforme des loges en admettant cependant qu'il y eut des formes de passage entre les deux espèces. Ici, elles sont différenciées à l'aide de leur taille moyenne et du diamètre moyen de leur mégalosphère, sans tenir compte de la disposition des loges. Cette conception des espèces permet d'assigner chaque espèce à un horizon biostratigraphique particulier, *R. sindensis* à la zone d'*Alveolina primaeva* (Paléocène moyen) et *R. nuttalli* à la zone d'*Alveolina cucumiformis* (Ilerdien inférieur, Paléocène supérieur)

Source : MNHN, Paris

Les formes A, décrites par Davies sous le nom de *Nummulites thalicus* en 1927, représentent sans doute la génération mégalosphérique des deux espèces successives dans le temps.

Les espèces américaines sont au moins en grande partie identiques et synonymes de *R. sindensis*. Leur répartition biostratigraphique étant mal précisée, il est difficile d'arriver à des conclusions définitives à leur sujet.

Ranikothalia sindensis (Davies), 1927.
(Texte, fig. 16 ; pl. 16 ; pl. 17, figs. 2-9).

1927. — *Operculina sindensis* Davies L. M., p. 274 ; pl. 19, figs. 10-13.
1934. — *Operculina bermudezi* Palmer D. K., p. 239 ; pl. 12, figs. 3, 6-9.
1937. — *Nummulites sindensis* (Davies). Davies L. M. et Pinfold E. S., p. 21 ; pl. 4, fig. 21 ; avec synonymie.
1962. — *Operculina canalifera sindensis* (Davies). Haynes J., p. 92 ; pl. 17, 18.
1966. — *Chordoperculinoides bermudezi* (Palmer). Arni P., p. 340 ; pl. 1, 2.
1967. — *Nummulitoides sindensis* (Davies). Barut C., Bouroullec J. et Villatte J., p. 384 ; pl. 1-3.

Description : Cette *Ranikothalia* présente une spire assilinoïde, relativement serrée, surtout dans les variantes involutes. Le cordon marginal est relativement grossier, épais et apparaît souvent dans l'avant-dernier tour des formes B. Les sutures septales sont grossières et épaisses. Deux rangées d'ouvertures suturales longent les sutures en alternant. Le diamètre des ouvertures suturales est au moins deux fois plus grand que le diamètre des pores dans la paroi latérale.

La coupe équatoriale des formes microsphériques montre des septes épais et droits, radiaires, à peine recourbés dans la partie marginale de la loge. Le foramen ne porte pas de bourrelet distal. Le tour de spire atteignant un rayon de 2 mm se compose de 19 à 25 (moyenne 22) loges. Le diamètre de la coquille adulte microsphérique ne dépasse pas 8 mm.

La coupe équatoriale des formes mégalosphériques révèle des septes épais, droits, souvent un peu inclinés en arrière, à peine recourbés dans la partie marginale de la loge. Le diamètre de la mégalosphère varie de 180 — 220 (moyenne 200) µm. Le tour de spire atteignant un rayon de 1,5 mm se compose de 16 à 24 (moyenne 22) loges. Le diamètre d'une coquille adulte, mégalosphérique ne dépasse pas 4 mm.

En coupe axiale, les parois latérales sont relativement épaisses, assilinoïdes chez les deux générations.

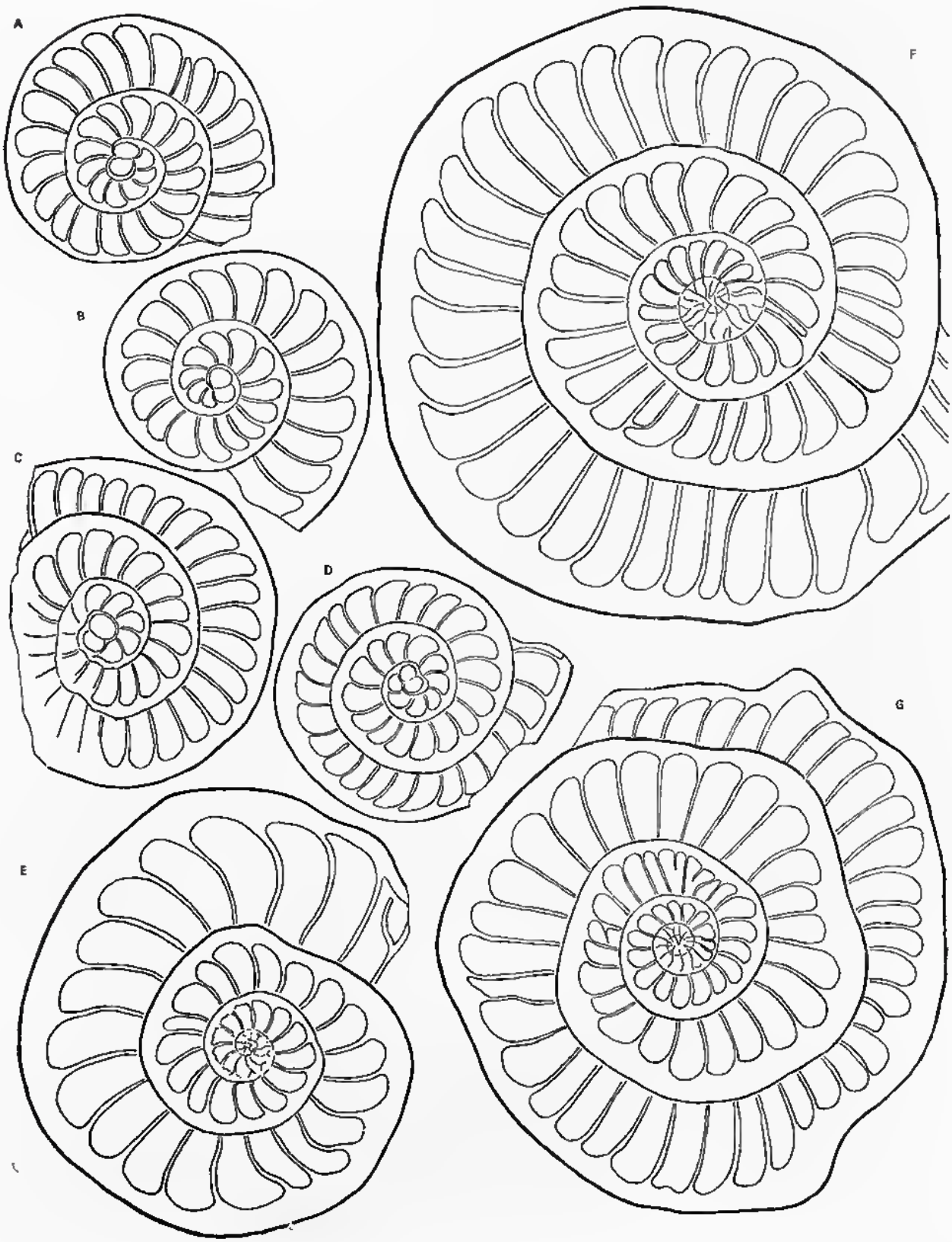
Répartition : Moyen Orient (Pakistan, Iran, Turquie), pays méditerranéens (Libye, Pyrénées) et Amérique centrale. Zone à *Alveolina primaeva*, Paléocène moyen.

Ranikothalia nuttalli (Davies), 1927.
(Texte, fig. 17 ; pl. 17, fig. 1 ; pl. 18).

1927. — *Nummulites nuttalli* Davies L. M., p. 266 ; pl. 18, figs. 3, 4 ; pl. 19, figs. 7-9.
1937. — *Nummulites nuttalli* Davies. Davies L. M. et Pinfold E. S., p. 18 ; pl. 3, figs. 1, 2, 9 ; pl. 6, figs. 19, 20 ; avec synonymie.

Fig. 16. — *Ranikothalia sindensis* (Davies). Coupes équatoriales × 20. Zone à *Alveolina primaeva*, Paléocène moyen.
A, B : Formes mégalosphériques provenant de Dor M'Sid, Sud-Ouest de la Libye, 26°40′ N et 16°42′E. « Operculinoides-Limestone » (voir Gohrbandt et Hottinger 1967).
C : Forme mégalosphérique. Ruisseau de la Mède, Petites Pyrénées, Ariège, France (voir Villatte 1962).
D : Forme mégalosphérique provenant de la collection Senn, île de la Barbade, Amérique centrale (voir Cizancourt 1948).
E : Forme microsphérique. Provenance comme la précédente.
G : Forme microsphérique. Dor M'Sid, Libye ; 26°42′ N et 16°48′ E.
F: Forme microsphérique. Ruisseau de la Mède, Ariège.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Description : Les formes mégalosphériques et les tours externes des formes microsphériques montrent une spire relativement lâche dans cette espèce quoique la tendance à une disposition involute des loges soit plus accusée que chez *R. sindensis*.

Étant donné que les parois latérales sont relativement minces (pl. 18, fig. 6), il faut tenir compte soigneusement de la conservation du test souvent comprimé latéralement à la suite de la compaction du sédiment. Ces tests compactés latéralement sont fréquents dans les faciès marneux. Ils font apparaître la spire du cordon marginal dans les tours internes d'une manière exagérée.

La forme microsphérique ornée de pustules dans les pôles du test peut atteindre 15 mm de diamètre équatorial. Un tour de spire atteignant un rayon de 2 mm est composé de 20 loges environs. Le dernier tour atteignant un rayon de 8,5 mm comporte 70 loges. Les septes sont minces, radiaires, souvent légèrement ondulés ou irréguliers et recourbés dans la partie marginale de la loge.

Les formes mégalosphériques toujours involutes atteignent un diamètre équatorial de 5 — 6 mm. Le diamètre de leur proloculus varie de 200 — 280 (moyenne 250) µm. Un tour de spire atteignant un rayon de 1,5 mm se compose de 19 loges en moyenne (variant de 18 à 24). Les septes y sont relativement minces, droits et radiaires, recourbés en arrière dans la partie marginale de la loge. Les ouvertures suturales, habituellement mal visibles à l'extérieur, apparaissent nettement en coupe tangentielle superficielle (pl. 18, fig. 17).

Répartition : Moyen Orient (vois liste synonymique). Zone à *Alveolina cucumiformis*, Ilerdien inférieur, Paléocène supérieur.

Rapports et différences entre *R. sindensis* et *R. nuttalli*.

Ces deux espèces se distinguent de toutes les autres espèces operculiniformes par leurs canaux suturaux simples et alternants (voir fig. 9B, p. 30). Elles se distinguent en particulier des *Nummulites* du groupe *N. spirectypus* (où la disposition des loges semi-involutes provoque un aspect externe similaire) par ce caractère structural.

Les nombres moyens des loges par tour de spire atteignant un rayon standard commun (2 mm chez les formes B, 1,5 mm chez les formes A) reflètent les différences de taille. La moyenne plus élevée de 22 loges par tour des *R. sindensis* mégalosphériques correspond à un stade ontogénétique plus avancé que celui des *R. nuttalli* mégalosphériques où l'on compte 19 en moyenne.

L'épaisseur des septes et des parois latérales est nettement différente dans les deux espèces. L'allure de la spire, enfin, est relativement régulière chez *R. sindensis* où le pas de la spire augmente graduellement, tandis que chez *R. nuttalli* le pas augmente plus rapidement et plus irrégulièrement. Dans les premiers 3 — 4 tours des *R. nuttalli* microsphériques, un stade ontogénétique particulier est caractérisé par une spire serrée (pl. 18, figs. 9, 10) tandis que chez *R. sindensis* un stade analogue ne peut guère être distingué.

Les différences spécifiques retenues ici correspondent à celles observées entre deux espèces d'un groupe d'operculines successives dans le temps. Les *Ranikothalia* évoluent apparemment de la même manière et selon les mêmes règles que les Nummulitidés en général. Ceci est un argument important pour les inclure dans la sous-famille des *Nummulitinae* et de les utiliser en biostratigraphie d'une manière analogue.

Operculines à septes simples, non plissés

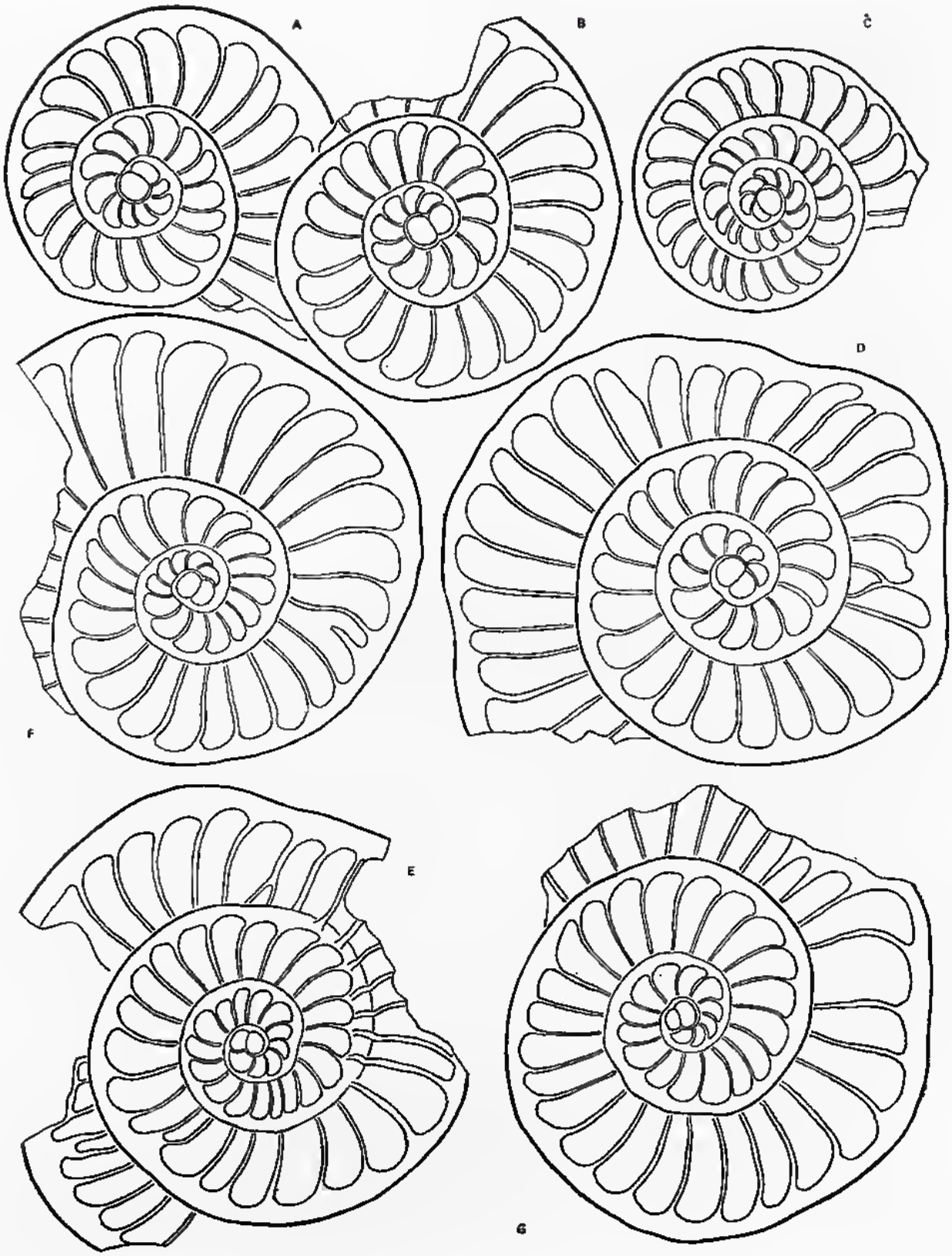
Au Paléocène, trois espèces d'operculines apparaissent indépendamment. Elles sont interprétées ici comme la racine des grandes lignes phylogénétiques paléogènes.

Fig. 17. — *Ranikothalia nuttalli* (Davies). Spécimens mégalosphériques ; coupes équatoriales × 20. Zone à *Alveolina cucumiformis*, Ilerdien inférieur, Paléocène supérieur. Matériel récolté par W. D. Gill (voir Gill, 1953, p. 834, fig. 2).

A-E : Taba, Salt Range occidentale, Pakistan. Formation Ranikot, calcaire de Khairabad.

F-G : Au Sud de Dalwal, Salt Range orientale, Pakistan. 50 m au-dessus de la base de la Formation de Ranikot, Calcaire de Khairabad.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Dans la zone d'*Alveolina primaeva*, *Operculina heberti* apparaît la première. *O. heberti* est une forme lisse d'une taille relativement grande, avec une allure de la spire similaire à celle des espèces du groupe *O. canalifera*. Malgré l'absence d'une ornementation caractéristique, je considère *O. heberti* comme prédécesseur d'*O. canalifera*. Je n'ai pas trouvé de représentant intermédiaire entre ces deux espèces dans les couches d'âge ilerdien inférieur.

La zone d'*Alveolina levis* fournit à Y. Tambareau (1966) *Operculina azilensis*, espèce à bourrelet épais, ornementation rectangulaire mais sans piliers interseptaux. L'allure de la spire est similaire à celle d'*O. ammonea* de l'Ilerdien moyen. Je considère *O. azilensis* comme représentant le plus ancien de ce groupe avec un intermédiaire nouveau (*O. ammonea tectosaga* n. ssp.) d'un âge ilerdien inférieur.

Operculina ornata n. sp. apparaît à l'Ilerdien inférieur représentant la forme la plus ancienne du groupe d'*O. subgranulosa*. Quoiqu'elle soit la dernière à faire son apparition, sa morphologie traduit un stade particulièrement primitif des operculines. La dissymétrie nette de sa coquille rappelle la trochospire des ancêtres rotaloïdes.

Les assilines enfin, que je considère appartenir au même genre que les operculines puisqu'elles ont la même structure, ont un prédécesseur particulier, non décrit encore, apparaissant dans la zone à *Alveolina levis* (Tambareau 1972, p. 217, pl. 13, figs. 9-16, Tambareau et Villatte 1974, p. 343).

Ainsi, les Nummulitidés à structure operculinoïde (canaux suturaux simples, bifurqués) ont quatre racines phylogénétiques indépendantes qui, à l'état actuel des connaissances, ne peuvent être rattachées directement ni à *Sulcoperculina*, ni à *Ranikothalia*, ni à *Daviesina* (sans canaux marginaux).

Groupe d'*Operculina subgranulosa*

L'ornementation du type « granulé » est combinée ici avec une spire assilinoïde où le pas n'augmente que graduellement. A l'extérieur, la spire n'est guère visible qu'au dernier tour. Les variantes lisses montrent la répartition caractéristique des granules en coupe tangentielle (texte fig. 18).

L'embryon mégalosphérique est caractérisé par son aspect isolépidine : la protoconque et la deuteroconque ont à peu près la même taille. Leur axe commun est placé souvent hors du plan d'enroulement.

Le groupe se compose essentiellement de deux espèces successives dans le temps : *Operculina ornata* n. sp. de l'Ilerdien inférieur et *O. subgranulosa* de l'Ilerdien moyen. Les espèces *O. jiwani* et *O. patalensis* répandues dans les séries ilerdiennes du Pakistan (Davies et al. 1937) se rapprochent le plus des « Assilines » classiques par leur pas de spire plus serré diminuant un peu dans les tours adultes. Ces formes seraient à rattacher à *O. leymeriei*.

La lignée phylogénétique conçue par la création de ce groupe constitue sans doute le voisin le plus proche des « assilines » à spire lâche (« *Assilina* » *leymeriei* — « *A.* » *spira* in H. Schaub 1963). Aucun représentant du groupe d'*O. subgranulosa* n'est connu dans les dépôts d'un âge plus récent que l'Ilerdien moyen.

Operculina ornata n. sp.
(Pl. 19 ; texte, figs. 3 A, 18D-M, 19).

1964. — *O.* aff. *subpustulosa* Doncieux. Hottinger, L. ; pl. 1, figs. 1-4 (nomen vanum).
1964. — *O.* aff. *alpina multiseptata* Silvestri. Hottinger, L. ; pl. 1, fig. 6.
1972. — *O. subgranulosa* d'Orbigny. Tambareau Y., p. 219 ; pl. 14, figs. 13-15.

Holotype : Pl. 18, fig. 1, forme microsphérique.

Localité type : Espagne : Lerida, Tremp, coupe de Puente de Montañana (Luterbacher, 1973, p. 129).

Niveau type : Couches à *Lucina corbarica*, formation d'Ager. Zone d'*Alveolina cucumiformis* et de *Marthasterites contortus*, Ilerdien inférieur.

Source : MNHN, Paris

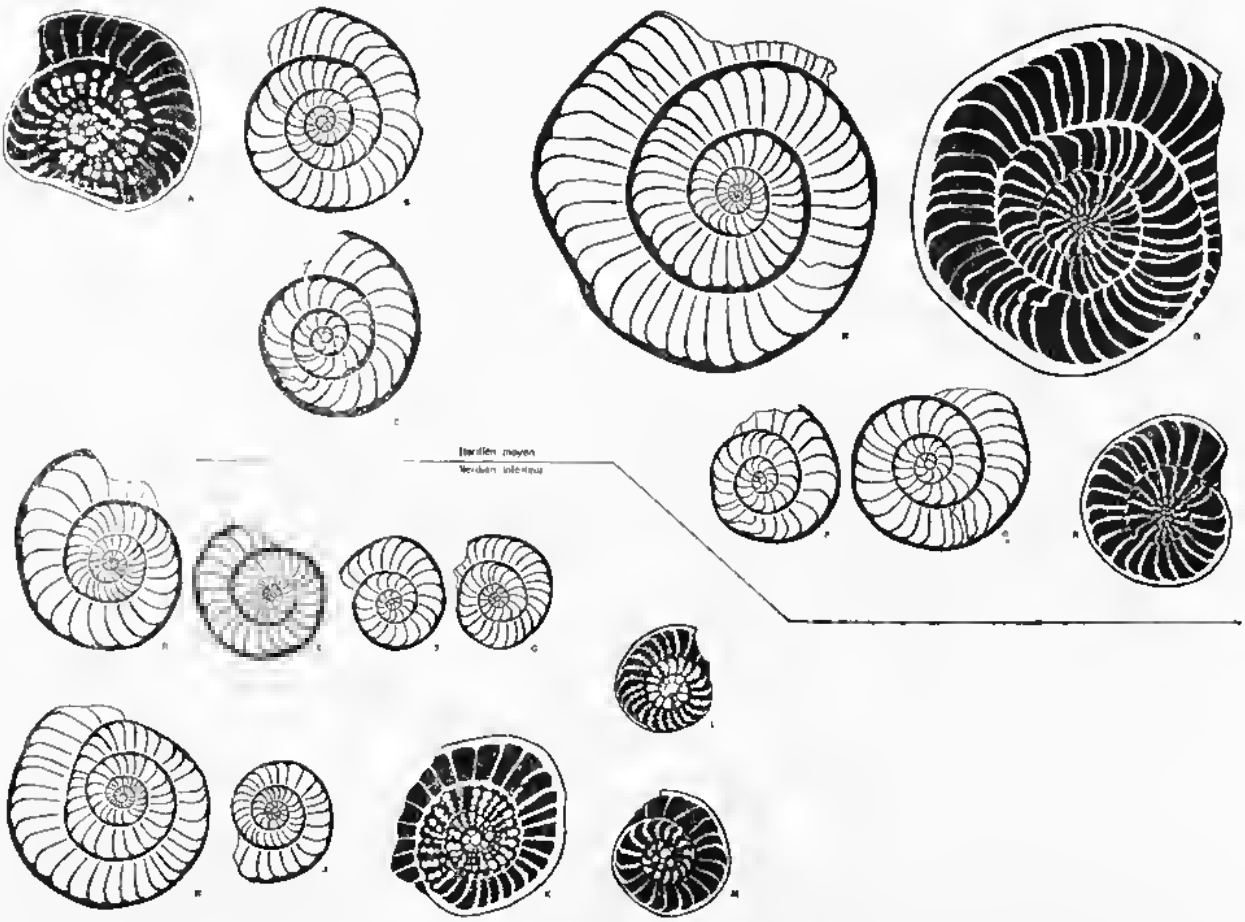


FIG. 18. — Groupe d'*Operculina subgranulosa* d'Orb. et *O. douvillei* Doncieux. Dessins à la chambre claire montrant l'allure de l'ornementation et de la spire. Partiellement d'après Hottinger 1964, pl. 1, 2. × 5.

A-C : *O. subgranulosa* d'Orb. Formes mégalosphériques. Montazels, Couiza et Cayla, versant N des Pyrénées.

D-M : *O. ornata* n. sp. D, H, K : formes microsphériques ; les autres : mégalosphériques. Remarquer la variabilité considérable de l'intensité ornementale (L, M). Tremp, versant S des Pyrénées.

N-R : *O. douvillei* Doncieux. N, O : formes microsphériques ; P-R : formes mégalosphériques. Comparer avec *O. ammonea*, texte fig. 22. Tremp, versant S des Pyrénées.

DÉRIVATION DU NOM : Ornementation chargée du test.

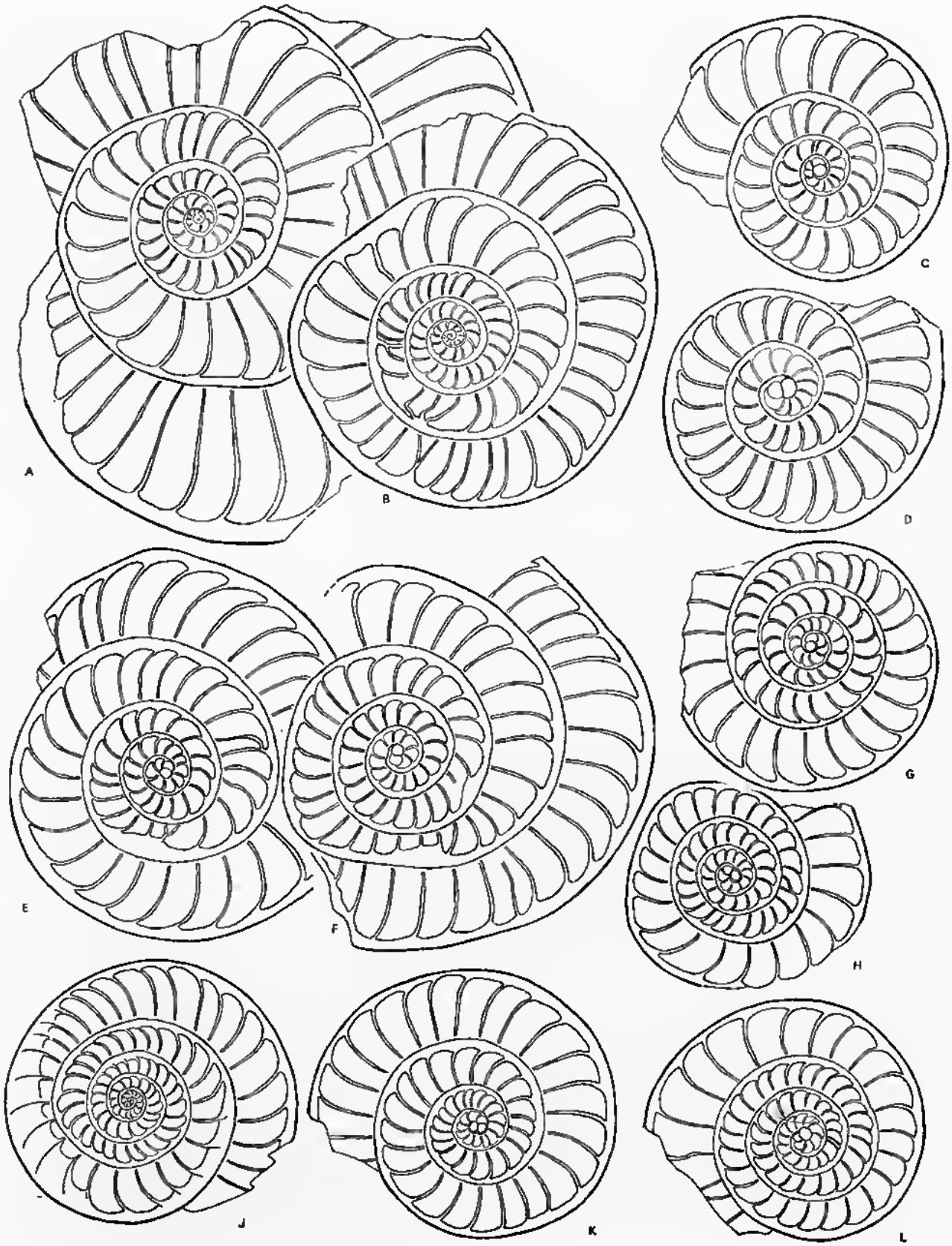
DIAGNOSE : Operculine de petite taille fortement granulée selon le mode du groupe. L'épaisseur du disque toujours bombé au centre, est variable. Le rapport entre le diamètre axial et équatorial varie de 2 à 6. L'ornementation souvent plus lourde d'un côté que de l'autre rappelle les origines trochospiralées des operculines.

Le diamètre du proloculus varie de 80 — 150 µm (moyenne 100 — 120 µm). L'allure de la spire dans les tours internes est variable. Le plus souvent, les tours sont serrés, à septes nombreux. Les tours adultes sont plus lâches ; les septes y sont plus espacés. L'aspect isométrique des loges en coupe équatoriale rappelle les loges des « assilines » du groupe *O. leymeriei*.

DISCUSSION : Dans le bassin pyrénéen, les niveaux marneux d'un âge ilerdien inférieur fournissent fréquemment des operculines correspondant à la diagnose formulée plus haut. Le matériel abondant à notre disposition permet de se rendre compte de leur variabilité considérable.

En 1883, C. Schwager créa l'espèce *O. libyca* groupant entre autres les formes fréquentes dans les couches ilerdiennes des oasis de Farafrah et de Chargeh ainsi que dans les marnes d'Esneh en Haute Égypte. Or, le matériel égyptien à ma disposition prouve que ce groupement comprenait plusieurs espèces considérées valables ici. Son matériel comprenait sans doute des représentants de l'Ilerdien

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

inférieur et moyen du groupe d'*O. ornata*, donc les espèces *O. ornata* et *O. subgranulosa*, des formes A d'*O. canalifera* et même une *Ranikothalia* du Paléocène moyen de l'oasis de Cbarachaff (voir M. Reichel 1937, p. 87, fig. 14). Les dessins donnés par Scbwager en 1883 ne permettent pas de trancher la question et les types déposés jadis à Munich furent détruits pendant la deuxième guerre mondiale. L'usage du nom qu'en firent les auteurs ultérieurs, en particulier L. W. Le Roy (1953, pl. 11, figs. 14, 15) et R. Said dans sa Géologie d'Égypte (1962), n'apporta pas de précisions supplémentaires. A mon avis, il n'y a donc pas de raison particulière de sauver ce nom ambigu et je recommande de l'abandonner.

L. A. Davies et al. (1937) avait nommé deux formes d'operculines provenant des marnes de Patala en Pakistan respectivement *O. jiwani* et *O. patalensis*. Il indique que ces deux formes coexistent dans la même formation. Je suppose qu'il s'agit au moins en partie de formes A et B d'une même espèce. Leur âge correspond sans doute à la zone d'*A. cucumiformis* (Ilerdien inférieur) par la présence de *Ranikothalia nuttalli* dans les mêmes faunes (voir L. Hottinger 1971, fig. 1). Les figures (à l'exception de la fig. 6) données par L. M. Davies et al. (1937) montrent que l'aspect externe des deux espèces correspond assez bien à celui d'*O. ornata* n. sp. Le matériel pakistanais à ma disposition montre parmi les caractères internes une mégalosphère de taille comparable, mais la spire y est plus assilinoïde, surtout dans les tours externes : tandis que chez *O. ornata* le pas des derniers tours augmente graduellement mais constamment, les formes du Pakistan montrent une spire où le pas des derniers tours de spire diminue lentement. En outre, l'espacement des septes y est plus régulier, les loges y sont plus isométriques et la courbure périphérique du septum y est plus abrupte (texte fig. 20 ; pl. 21, figs 8-11). Une « assiline » du même type coexiste d'ailleurs avec *O. ornata* aussi dans les Pyrénées (fig. 20B).

O. ornata se distingue d'*O. subgranulosa* par sa taille moindre. Ses formes B atteignent à peu près le diamètre des formes A d'*O. subgranulosa*. La mégalospbère y est plus petite et la spire souvent plus irrégulière.

Répartition géographique : *O. ornata* se trouve dans des faciès marneux, relativement profonds, souvent à Turritelles, de l'Ilerdien inférieur des Pyrénées orientales espagnoles et des Petites Pyrénées. Elle caractérise la formation de Thèbes en haute Égypte.

Répartition stratigraphique : Ilerdien inférieur. Dans les coupes de la région de Tremp (Pyrénées), *O. ornata* est remplacée peu à peu par *O. subgranulosa* au cours ou à la fin de la zone d'*Alveolina ellipsoidalis*. Il y a des formes de passage à morphologie intermédiaire entre ces deux espèces.

Operculina subgranulosa d'Orbigny, 1850.
(Pl. 20, 23, figs. 11-15 ; texte, figs. 18A-C, 21).

non 1841. — *O. granulosa* Michelotti, G., p. 286 ; pl. 2, fig. 2.
1846. — *O. granulosa* Leymerie, A., p. 359 ; pl. 13, fig. 12.
1850. — *O. subgranulosa* d'Orbigny, A., vol. 2, p. 336 [nom nouveau en se référant à la figure de Leymerie, 1846].
1850. — *O. thouini* d'Orbigny, A., vol. 2, p. 336.
1926. — *O. subgranulosa* d'Orbigny. Doncieux, L., p. 58 ; pl. VI, figs. 12-18 [formes microsphériques].
1926. — *O. cuizaensis* Doncieux, L., p. 59 ; pl. VI, figs. 19-21 [formes mégalosphériques].

Fig. 19. — *Operculina ornata* n. sp. Coupes équatoriales × 20. Zone à *Alveolina cucumiformis*, Ilerdien inférieur.
A, B : Formes microsphériques provenant de la région de Tremp, Catalogne. Coupe d'Areny, éch. 836, partie inférieure de la Formation d'Ager (voir Ferrer et al. 1973, tbl. 1).
C, D : Formes mégalosphériques, provenance comme les précédentes.
E, F : Formes mégalosphériques, provenant de Luxor, Haute Égypte. Couches à « Operculina libyca », Formation de Thèbes, niveau 4 (voir Said, 1962, p. 93).
G-L : Formes mégalosphériques et microsphériques (J, exemplaire décortiqué, incomplet) provenant de la région de Tremp, Catalogne. Coupe de St. Adrià, éch. 771, partie inférieure de la Formation d'Ager (voir Ferrer et al. 1973, tbl. 1).

Source : MNHN, Paris

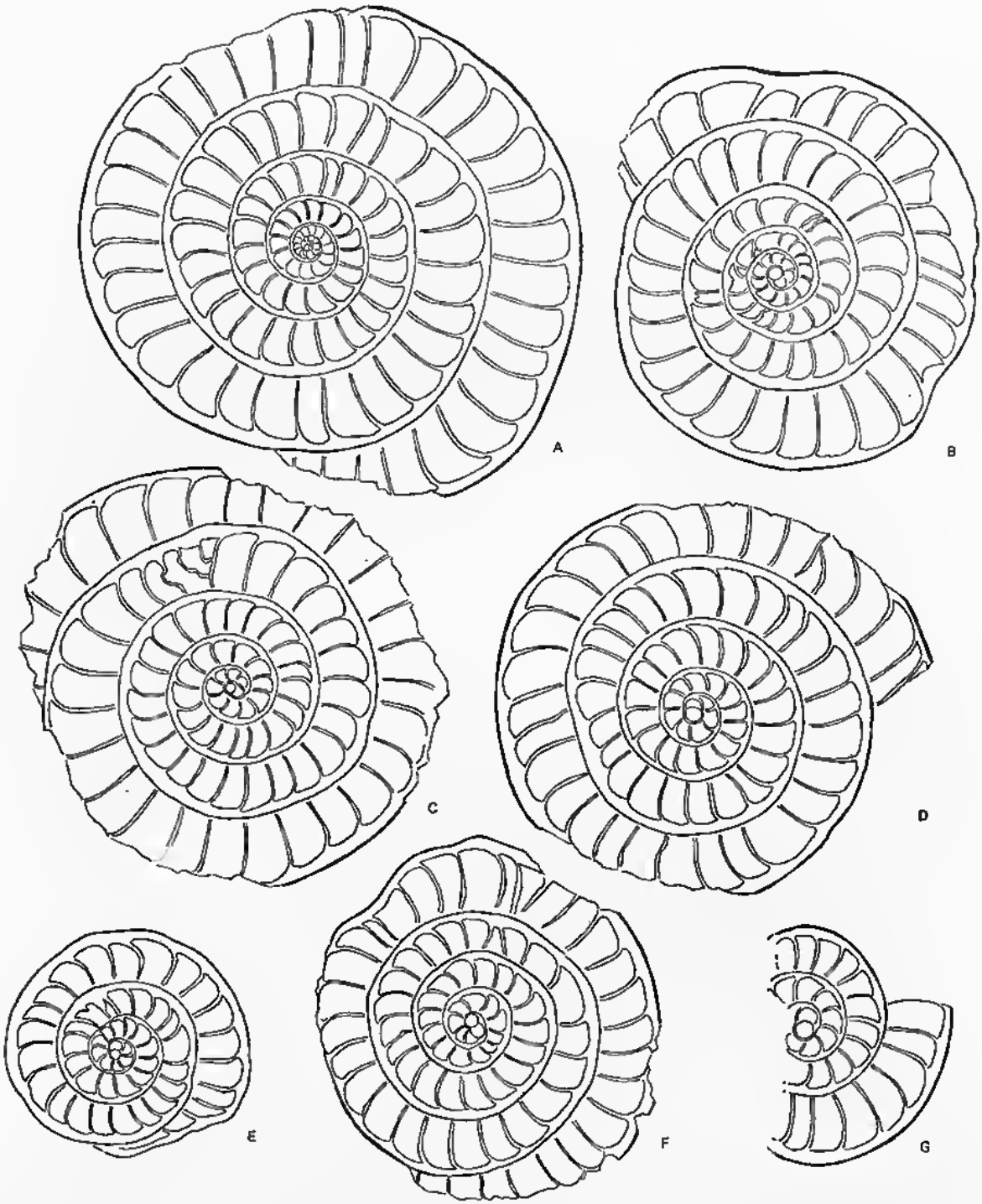


FIG. 20. — *Operculina jiwani* Davies. Coupes équatoriales × 20. Zone à *Alveolina cucumiformis*, Ilerdien inférieur.

A : Forme microsphérique. Au Sud de Dalwal, Salt Range orientale, Pakistan. 50 m au-dessus de la base de la Formation Ranikot, Calcaire de Khairabad (voir Gill 1953, p. 834, fig. 2).

B : Forme mégalosphérique. Région de Tremp, Catalogne. Coupe d'Areny, éch. 836 : base de la Formation d'Ager (voir Ferrer et al. 1973, tbl. 1).

C, D, G : Formes mégalosphériques ; provenance comme sous A.

E, F : Formes mégalosphériques. Jamshoro Medical College, Hyderabad, Sind (Pakistan) ; base de la Formation de Ranikot. Matériel récolté par P. Marks.

Source : MNHN, Paris

1929. — *O. granulosa* Leymerie. Llueca G. F., p. 249 ; pl. IX, figs. 3, 4.
1937. — *O. patalensis* Davies, L. M. *pars*, p. 38 ; pl. 5, fig. 6.
1937. — *O. alpina* var. *multiseptata* Silvestri, A., p. 204 ; pl. 9, figs. 1-4.
1970. — *O. granulosa* Leymerie. Kaever M., p. 285 ; pl. 17, figs. 2, 3, 7.
1973. — *O. subgranulosa* d'Orbigny. Massieux, M., p. 97 ; pl. 16, figs. 5-14.

Synonymie : *O. granulosa* Michelotti, 1841 est une forme oligomiocène difficilement identifiable mais peut-être identique à *O. costata* d'Orbigny, 1841. Le nom *granulosa* Leymerie, 1846 fut remplacé en 1850 déjà par d'Orbigny qui proposa *O. subgranulosa*. Il est valable aujourd'hui pour les deux générations de l'espèce. Les types de Leymerie sont conservés au Muséum de Toulouse, les types de d'Orbigny à Paris. Il faut considérer Couiza (Corbières) comme localité type de cette espèce.

O. thouini d'Orbigny, 1850 n'est définie que par la présence des « bourrelets extérieurs » qui furent figurés schématiquement dans les « planches inédites » par Fornasini (1904). Les types conservés dans la collection d'Orbigny au Musée de Paris sont figurés sur la fiche 475 du « fichier » (Lys M., 1949). Ils proviennent de Couiza (Corbières, Aquitaine orientale ; Ilerdien moyen) et appartiennent à *O. subgranulosa*. Je ne pense pas que les deux exemplaires figurés au « fichier » correspondent à l'exemplaire figuré dans les « planches inédites ». Quoi qu'il en soit, le nom *thouini* doit disparaître puisqu'il tombe en synonymie soit avec *O. subgranulosa* d'Orbigny, 1850, si l'on se réfère aux types conservés dans la collection, soit avec *O. ammonea* Leymerie, 1846, si l'on se réfère à la « planche inédite » et à l'autre localité indiquée (Montolieu, Montagne Noire, Aquitaine orientale ; Ilerdien moyen) où *O. ammonea* est présente.

Discussion : L. Doncieux (1905, 1926) et M. Massieux (1973) donnèrent une bonne description de cette espèce relativement facile à reconnaître et à délimiter. Il ne nous faut insister ici que sur la variabilité considérable dans l'espacement des septes. Le diamètre de la mégalosphère dans notre matériel varie de 100 à 225 µm.

Répartition : *O. subgranulosa* est fréquente dans les faciès marneux de l'Ilerdien moyen (zones à *Alveolina moussoulensis* et *A. corbarica*) dans les Pyrénées orientales et espagnoles : Montagne Noire, Corbières (en particulier dans la série marneuse de Couiza et d'Alet d'où proviennent les types), Petites Pyrénées et Bassin de Tremp.

On la trouve également en Égypte, dans la partie septentrionale de l'Oasis de Baharia, au Gebel Ghorabi, en-dessous des niveaux ferrugineux (R. Said 1962, fig. 13 et p. 85). Elle existe aussi au Pakistan, au Sud de Dalwal (Salt Range) dans un niveau attribué par W. D. Gill (1953), à la partie inférieure du Ranikot et en Afghanistan (Kaever 1970).

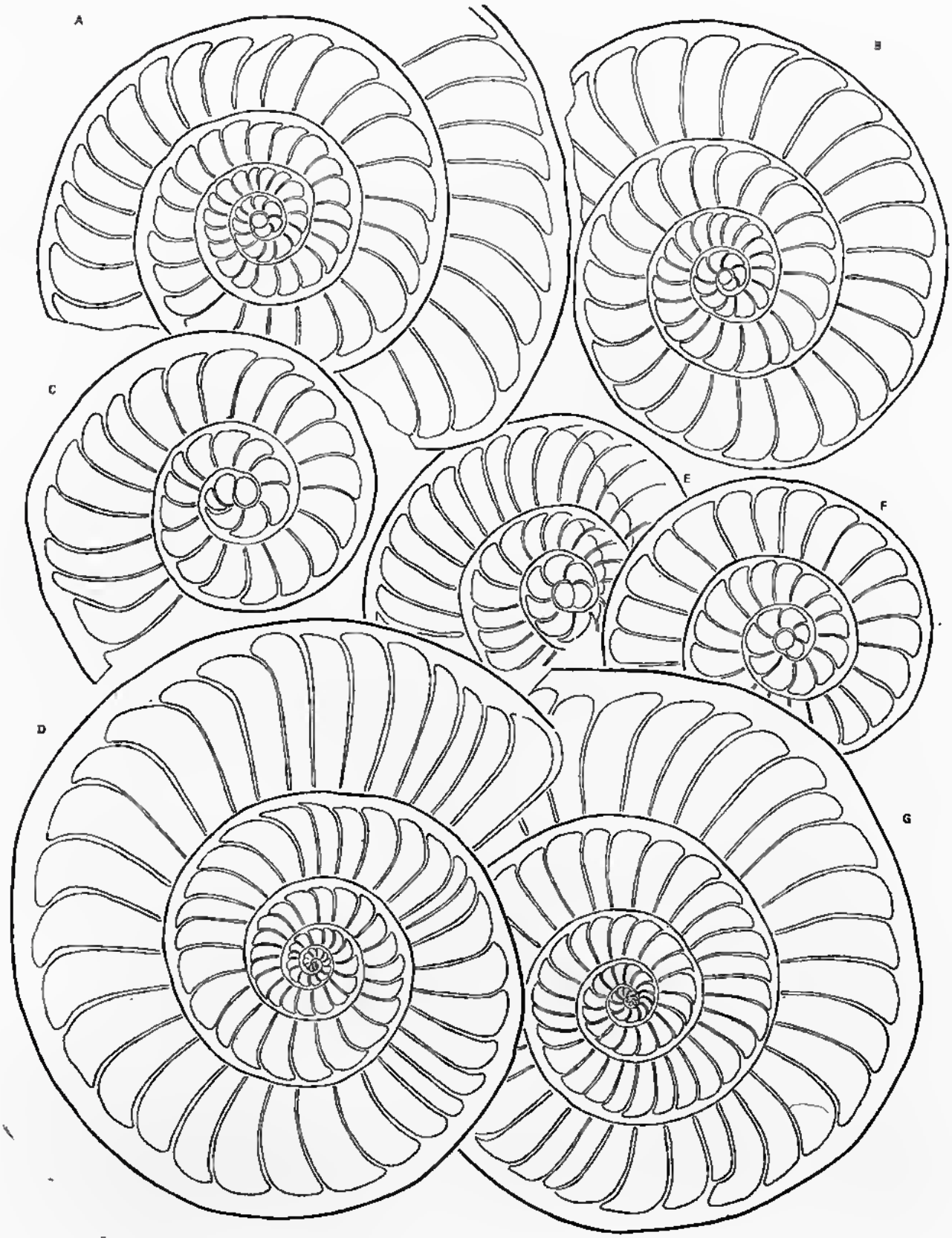
Le problème d'*Operculina douvillei* Doncieux, 1926.

(Pl. 21, figs. 1-7 ; pl. 22 ; texte, figs. 18N-R).

1926. — *O. douvillei* Doncieux, L., p. 63 ; pl. 6, figs. 28-32 [formes microsphériques].
1929. — *O. douvillei* Doncieux. Llueca, G. F., p. 247, fig. 51.
1964. — *O. douvillei* Doncieux. Hottinger, L., p. 1019 ; pl. 2, fig. 3.
1973. — *O. douvillei* Doncieux. Massieux, M., p. 98 *pars* ; pl. 17, figs. 1-5, 6 ; *non* figs. 10, 11.

Diagnose : Operculine de grande taille, plate, à bourrelet marginal nettement développé au dernier tour de spire. L'ornementation concentrée essentiellement sur les sutures des septes consiste en granules très fins qui tendent à se réunir en une mince bande imperforée. L'épaisseur de la zone imperforée sur une même suture ne varie guère d'une manière significative et régulière d'une extrémité de la suture à l'autre. Chez les formes B en particulier, des granules centraux se concentrent dans la région axiale du test sans lui donner un bombement particulier. Je n'ai pas observé de granules interseptaux.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Les septes sont radiaux, assez droits et relativement rapprochés. En section équatoriale, les loges apparaissent au moins deux fois plus hautes que larges. Le diamètre de la mégalosphère varie de 160 — 250 µm (18 mesures ; moyenne 200 µm). La deutéroconque est plus volumineuse et plus variable que la protoconque. Chez *O. douvillei*, le pas de la spire est nettement plus lâche que celui d'*O. subgranulosa* et nettement plus serré que celui d'*O. canalifera*. En coupe équatoriale, le cordon marginal est moins épais que chez *O. ammonea*.

Discussion : La discussion de cette espèce par M. Massieux (1973) montre bien les difficultés que l'on éprouve à délimiter cette espèce. Une meilleure définition des espèces contemporaines *O. ammonea* et *O. canalifera* basée sur les types (voir plus bas) s'impose et permet de résoudre au moins une partie des problèmes. Cependant, si l'on considère la variabilité des *O. ammonoides* récentes, l'on serait tenté d'interpréter les formes ilerdiennes correspondantes à la diagnose d'*O. douvillei* comme la variante la moins ornementée et la plus plate d'*O. ammonea*. Cette variante correspondrait au faciès le plus profond de la répartition écologique d'*O. ammonea*. Or, chez les *O. ammonoides* récentes, les variantes profondes les plus plates montrent le développement le plus marqué de granules interseptaux tandis que chez *O. douvillei* on n'en trouve point. Dans certaines associations ilerdiennes d'operculines, nous avons trouvé *O. douvillei* sans piliers interseptaux à côté de formes légèrement plus épaisses et plus proches des *O. ammonea* typiques où les granules interseptaux sont bien visibles en coupe tangentielle. Ces derniers pourraient être interprétés avec plus de raison comme la variante extrême d'*O. ammonea*. Des faunes analogues mais plus évoluées existent dans les couches marneuses cuisiennes du Subbétique de Benidorm (Alicante, Espagne méridionale). Il y a, à mon avis, deux solutions à envisager : soit il existe une lignée particulière, intermédiaire entre celle d'*O. subgranulosa* et d'*O. ammonea*, caractérisée par le manque de granules interseptaux et comprenant les variantes extrêmes, plates d'*O. ornata* n. sp. (pl. 19, 6gs. 11-13 de ce travail) de l'Ilerdien inférieur suivi d'*O. douvillei* à l'Ilerdien moyen et de « *O.* aff. *praespira* » au Cuisien (Hottinger 1964, pl. 3, fig. 11) ; soit ces trois « espèces » successives représenteraient des variations extrêmes, profondes des espèces contemporaines voisines. Notre matériel du Cuisien en particulier est trop pauvre pour trancher la question définitivement. C'est pourquoi je propose de conserver pour le moment l'espèce *O. douvillei* sans créer de noms nouveaux pour les formes analogues plus anciennes et plus récentes sans granules interseptaux.

Groupe d'*Operculina ammonea*

Les operculines de ce groupe sont caractérisées par leur ornementation du type « rectangulaire ». Un bourrelet imperforé spiral est visible sur plusieurs tours externes. Les sutures des loges sont ornées par des bandes imperforées dont l'épaisseur est variable. Entre les sutures, des granules se groupent en rangées radiales irrégulières sans faire de relief sur la paroi latérale des loges.

Dans les tours externes, le pas de la spire n'augmente peu ou pas du tout. En coupe équatoriale, les septes sont radiaux, droits et rapprochés. Les loges sont toujours plus hautes que larges. Le rayon de courbure dans la partie distale du septum est particulièrement court.

Le cordon marginal atteint des épaisseurs analogues à celles des *Ranikothalia* mais sa structure interne est nettement operculinoïde. En coupe axiale, le cordon spiral dépasse largement le niveau des parois latérales des loges. Chez les formes microsphériques, la partie axiale du test est toujours bombée.

Les listes synonymiques des espèces *O. ammonea* et *O. praespira* démontrent l'homogénéité des caractère du groupe. Des espèces faciles à séparer se suivent depuis l'Ilerdien inférieur (*O. ammonea tectosaga* n. ssp.) jusqu'au Lutétien. *O. ammonea* caractérise l'Ilerdien moyen, *O. morinellii* le Cuisien et *O. praespira* le Lutétien inférieur (fig. 22). Nous y ajoutons tentativement *O. azilensis* du Paléocène

---

Fig. 21. — *Operculina subgranulosa* d'Orbigny. Coupes équatoriales × 20. Ilerdien moyen.
A : Forme mégalosphérique. Au Sud de Dalwal, Salt Range orientale, Pakistan. Formation de Ranikot.
B : Forme mégalosphérique. Montazels près de Couiza, Aude, France.
C : Forme mégalosphérique. Oasis de Babaria, Égypte septentrionale. Gebel Ghorabi (voir Said 1962, p. 82, fig. 13) : marnes au-dessous des couches ferrugineuses, à la base du Calcaire de Plateau.
D : Forme microsphérique. Montazels près Couiza, Aude, France.

Source : MNHN, Paris

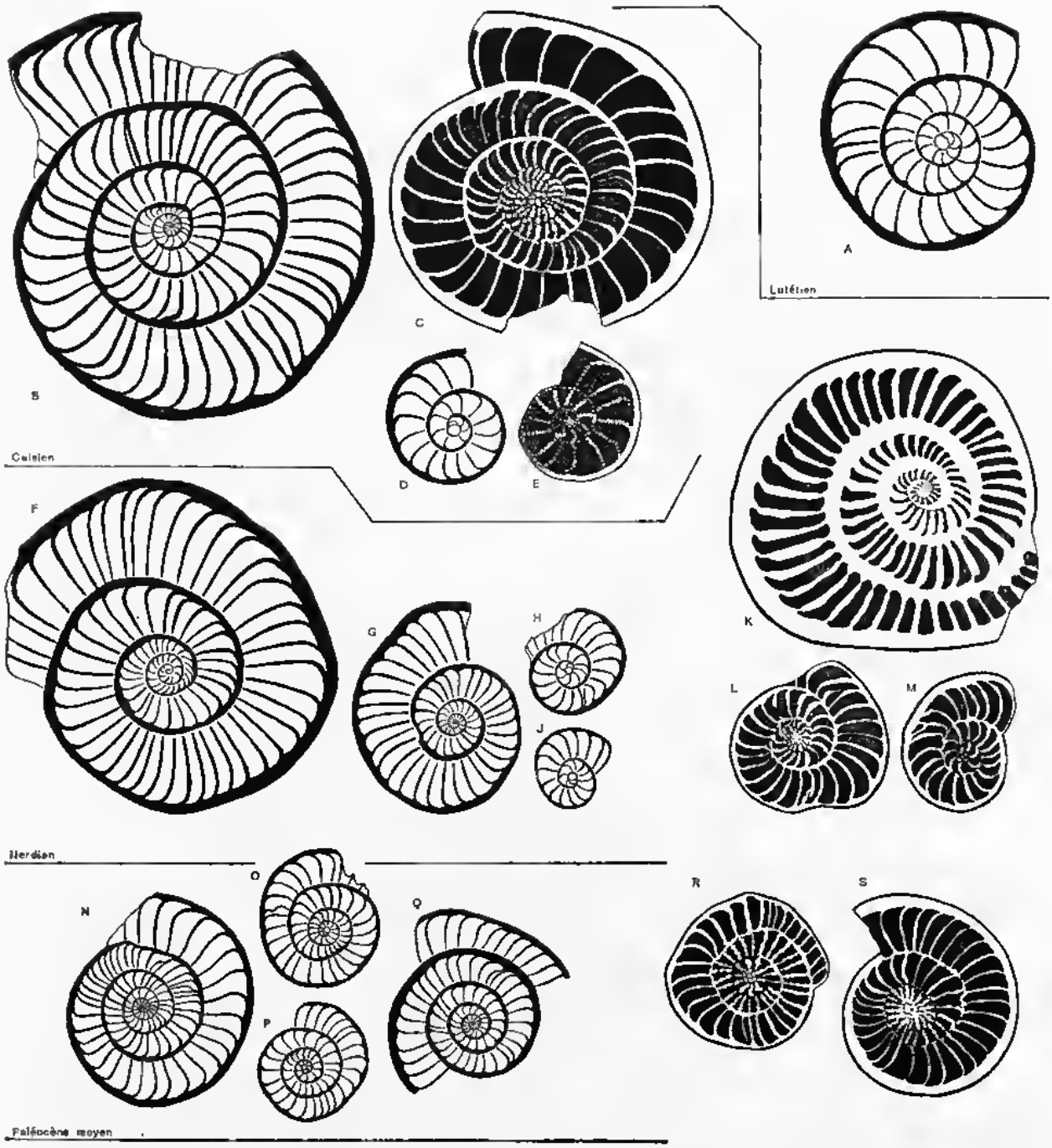


FIG. 22. — Groupe d'*Operculina ammonea* Leym. Dessins à la chambre claire montrant l'allure de l'ornementation et l'allure de la spire. D'après Hottinger 1964, pl. 2, 3. × 5.

A : *O. praespira* (Douvillé), forme mégalosphérique. Figueras, Catalogne.

B-D : *O. marinellii* Dainelli. B, C : formes mégalosphériques ; D, E : formes microsphériques. B : Benidorm, Alicante. C-E : Buttrio, Frioul, topotypes.

F-M : *O. ammonea* Leymerie. F, G, K : formes microsphériques ; H, J, L, M : formes mégalosphériques. F, K : Mt. Cayla, Aude ; K dessiné sans piliers interseptaux. G-J, L, M : Coustouge, Corbières.

N-S : *O. azilensis* Tambareau. Cerisols, Petites Pyrénées. N, Q, S : formes microsphériques ; O, P, R : formes mégalosphériques.

Source : MNHN, Paris

moyen (zone d'*Alveolina levis*) quoique le matériel à ma disposition n'ait pas montré des piliers interseptaux. L'ornementation du type « rectangulaire » et l'allure de la spire chez *O. azilensis* sont comparables à celles des autres espèces de ce groupe.

Operculina azilensis Tambareau, 1966.
(Pl. 23, figs. 1-10 ; texte, figs. 22N-S, 23).

1964. — *O.* aff. *douvillei* Doncieux. Hottinger, L. ; pl. I, figs. 5a-e.
1966. — *O.* (*Nummulitoides*) *azilensis* Tambareau, Y., p. 301 ; pl. 1, figs. 1-9.
1969. — *Ranikothalia azilensis* (Tambareau). Butterlin J. et Monod O., p. 600 ; pl. 1, figs. 5, 6, 9.
1972. — *Nummulitoides azilensis* (Tambareau). Tambareau, Y., p. 220 ; pl. 13, figs. 6-8 ; pl. 14, figs. 5-11.
non 1972. — *O.* aff. *douvillei* Doncieux *in* Hottinger. Tambareau, Y., p. 218 ; pl. 13, figs. 17-23 ; pl. 18, figs. 1, 2, 4.

Discussion : *O. azilensis* ne montre ni les grandes ouvertures suturales alternantes ni les mailles irrégulières et grossières du système des canaux dans le cordon marginal caractéristiques pour le genre *Ranikothalia*. Elle représente donc une operculine typique.

L'ornementation du type « rectangulaire » et l'allure de la spire rapprochent cette espèce très bien définie par Y. Tambareau (1966) d'*O. ammonea*, mais des pustules interseptales n'ont pas été observées. Les exemplaires usés par l'érosion présentent souvent un aspect externe assilinoïde au moment où le bourrelet marginal du dernier tour est décortiqué. Le diamètre des mégalosphères (180 — 240 µm) est relativement grand comparé à celui des operculines plus récentes de l'Ilerdien inférieur.

Les tours internes des formes B et les formes A sont plus ou moins involutes. Beaucoup de sections axiales ont cependant un aspect assilinoïde, car les parois latérales des loges sont relativement épaisses. A mon avis, il ne faut pas attribuer beaucoup de poids à ce caractère morphologique toujours très variable.

Répartition : Découverte dans les Petites Pyrénées (Aquitaine), *O. azilensis* se retrouve sur le versant S des Pyrénées, à Campo par exemple (Tambareau et Villatte 1974), et en Yougoslavie septentrionale, dans la région frontalière près de Trieste (Drobne et Hottinger 1971). Elle caractérise un niveau biostratigraphique intermédiaire entre le Paléocène moyen et l'Ilerdien inférieur (zone d'*Alveolina levis*).

Operculina ammonea tectosaga n. ssp.
(Pl. 24 ; texte, fig. 24).

Holotype : Spécimen microsphérique figuré pl. 10, fig. 12.

Localité type : Mt. Cayla, Aude, France : Vallon du Pratlong, localité 9 de la carte géologique détaillée publiée par L. Hottinger, 1958 ; pl. 1.

Niveau type : « Couches à Assilines », zone d'*Alveolina ellipsoidalis*, Ilerdien inférieur.

Dérivation du nom : *Tectosages* ; tribu gauloise habitant la région de *Carcaso* (Carcassonne) du temps des Romains.

Diagnose : Operculine entièrement évolute, plate, avec les caractères du groupe d'*O. ammonea*, de taille relativement petite (diamètre de la forme B 1 cm au maximum). Ornementation discrète du type rectangulaire, avec piliers interseptaux qui ne font pas de relief. Les septes et le cordon marginal sont relativement minces. Diamètre de la mégalospbère variant de 150 à 225 µm (moyenne 200 µm). Les formes B sont caractérisées par 26 — 30 loges dans un tour dont le rayon atteint 3 mm ; les formes A par 15 — 19 (moyenne 17) loges par tour atteignant 1,5 mm de rayon.

Rapports et dipférences : *O. ammonea tectosaga* n. ssp. se rapproche étroitement d'*O. ammonea* s. str. émendée plus loin. Les formes incomplètes dont les tours externes manquent, ne peuvent être distinguées que statistiquement. La sous-espèce est caractérisée surtout par ses dimensions plus

Source : MNHN, Paris

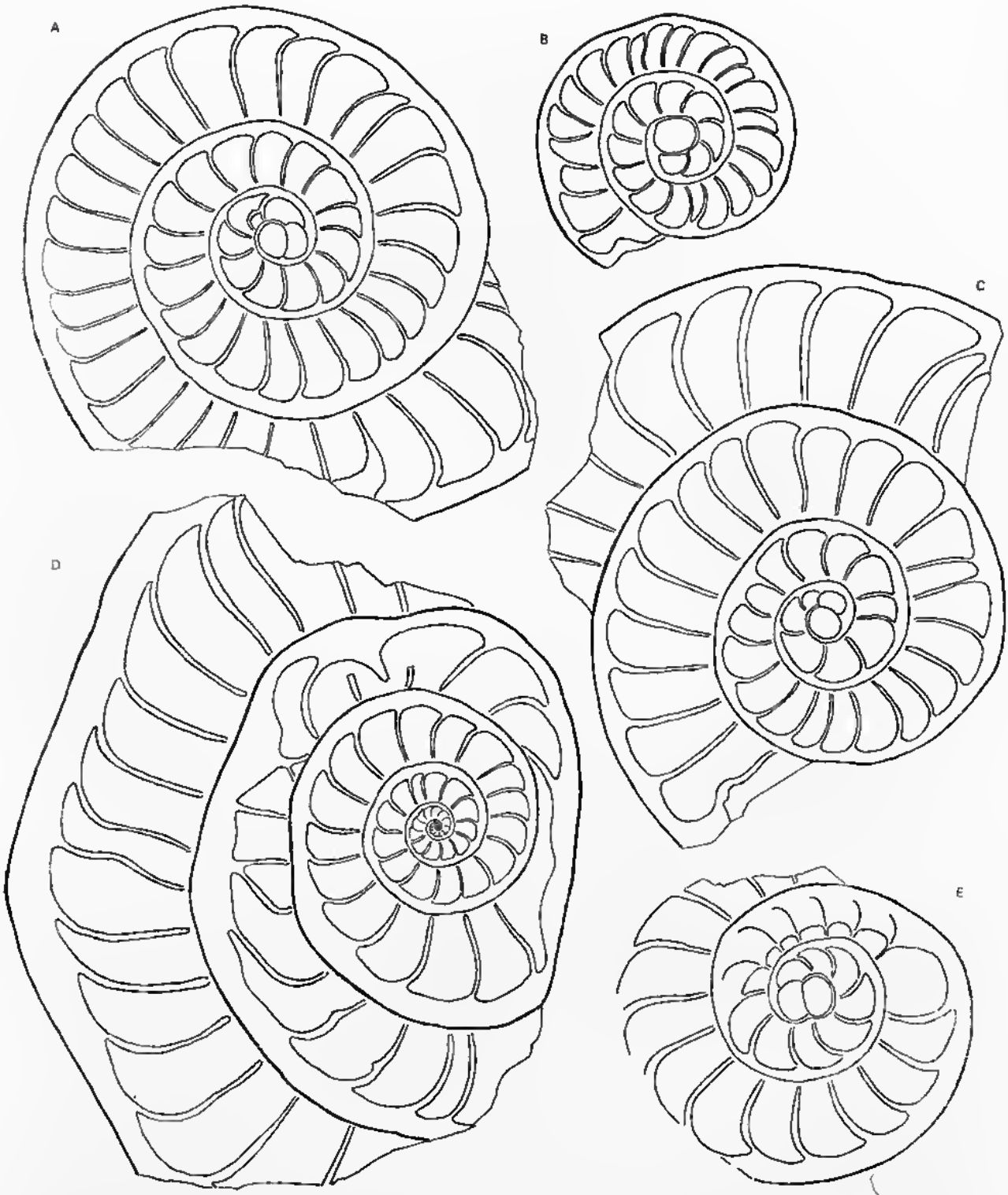


FIG. 23. — *Operculina azilensis* Tambareau. Coupes équatoriales × 20. Zone d'*Alveolina levis*, Paléocène moyen.

A : Forme mégalosphérique. Topotype : Le Mas d'Azil, Petites Pyrénées, Ariège, France.

B : Forme mégalosphérique, involute, Cerisols, Petites Pyrénées, Ariège, France.

C : Forme mégalosphérique, évolute, à spire lâche. Topotype.

D : Forme microsphérique. Topotype.

E : Forme mégalosphérique, involute, à spire lâche. Coupe de Campo (Espagne septentrionale) niveau à *Alveolina levis* (voir Schaub 1973, p. 158).

Source : MNHN, Paris

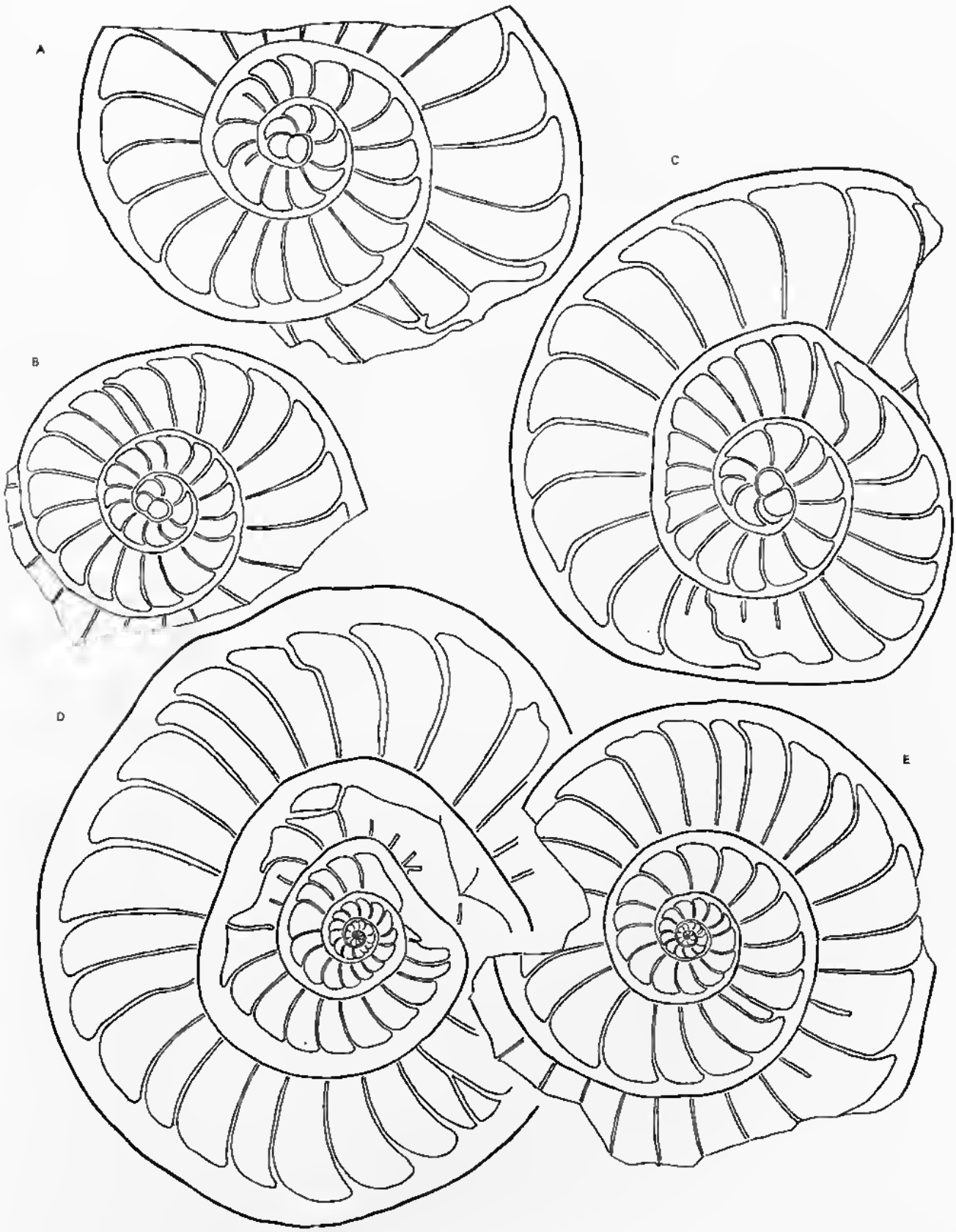


FIG. 24. — *Operculina ammonea tectosaga* n. ssp. Coupes équatoriales × 20. Localité type : Mt. Cayla, Aude, France. Vallon du Pratlong, loc. 9 ; « couches à Assilines » (voir Hottinger 1958, pl. 1. A-C ; Formes mégalosphériques. D-E : Formes microsphériques.

Source : MNHN, Paris

modestes. Les tours adultes plus serrés sont plus courts et la moyenne des diamètres des mégalosphères n'atteint pas le chiffre de l'espèce nominale.

La sous-espèce nouvelle se distingue d'*O. azilensis* par la présence de piliers interseptaux, par la disposition entièrement évolute des loges et par son ornementation rectangulaire plus discrète. Ce dernier caractère cependant pourrait être lié au faciès marneux qui a fourni à deux localités seulement des représentants de cette sous-espèce.

Répartition : Mt. Cayla et Orignac (détails voir légende de la pl. 10). Les deux localités sont datées de l'Ilerdien inférieur par la faune qui y accompagne *O. ammonea tectosaga*.

Operculina ammonea Leymerie, 1846.
(Pl. 25, 26 ; texte, figs. 3 c, 22F-M ; 25C, D).

1846. — *O. ammonea* Leymerie, A., p. 359 ; pl. 13, fig. 11.
1850. — *O. boissyi* d'Archiac, A., p. 417 ; pl. 9, fig. 26.
1853. — *O. canalifera* d'Archiac, A. et Haime, J., p. 182, 346, *pars* ; pl. 12, fig. 1 ; pl. 36, fig. 16. *non* pl. 36, fig. 15.
1926. — *Assilina praespira* Douvillé. Doncieux, L., p. 54 ; pl. 6, figs. 4-7.
non 1926. — *O. ammonea* Leymerie. Doncieux, L., p. 56 ; pl. 6, figs. 9-11.
non 1929. — *O. ammonea* Leymerie. Llueca, F., p. 244 ; fig. 48.
non 1961. — *O. ammonea* Leymerie. Nemkov, G. et Barkhatova N., p. 117 ; pl. 11, figs. 1, 2.
1964. — *Ranikothalia* cf. *torifera* (de Cizancourt). Hottinger, L., pl. 2, figs. 1, 2.
1966. — *O. exiliformis* Pavlovec, R., p. 258 ; texte fig. 1 ; pl. 2, figs. 1-4 ; pl. 3, figs. 1-4 ; pl. 4, figs. 1-3.
non 1967. — *O. ammonea* Leymerie. Nemkov, G., p. 268 ; pl. 44, figs. 1-3.
1973. — *O. douvillei* Doncieux. Massieux, M., *pars* ; pl. 17, fig. 13.
non 1973. — *O. ammonea* Leymerie sensu Doncieux. Massieux, M. ; pl. 15, figs. 9-14.

Types : Déposés au Musée d'Histoire Naturelle de Toulouse, provenant de la collection Leymerie. Lectotype : Exemplaire microsphérique figuré pl. 25, fig. 1.

Localité type : Mont Cayla, entre les villages Agel et Bize (Aquitaine orientale). Comparer Hottinger 1958 ; pl. 1, localités 7, 8, 16, 17 et texte fig. 2.

Niveau type : Couches conglomératiques du Mt. Cayla ; zone d'*Alveolina corbarica*, Ilerdien moyen.

Diagnose émendée : Operculine de grande taille avec ornementation du type « rectangulaire » très lourde et nombreux granules interseptaux. Bourrelet marginal le plus souvent en relief, sutures ornées de bandes imperforées souvent aussi en relief. Puisque les parois latérales sont relativement minces, le relief est souvent exagéré chez des formes écrasées par la compaction du sédiment. Les granules interseptaux ne font pas de relief.

Spire assilinoïde et variable. Le pas des tours externes n'augmente guère ou pas du tout. Diamètre de la mégalosphère 180 — 260 µm. En section, le cordon marginal est particulièrement épais mais sa structure interne est operculinoïde. Septes radiaires et droits, courbés brusquement en arrière dans la zone marginale du test. Leur rapprochement est assez variable.

O. ammonea se distingue des espèces voisines de son groupe surtout par sa taille (moyenne des formes B, diamètre des mégalosphères) et des autres operculines paléogènes par les caractères du groupe (ornementation et allure de la spire).

Discussion : *O. ammonea* est une espèce clef de l'Ilerdien. Les types de la collection Leymerie et les topotypes du Mt. Cayla permettent de sauver le nom en émendant sa définition. La grande confusion autour de ce nom d'espèce est due à d'Archiac (1850 et 1853) qui a mélangé *O. ammonea* avec son espèce *canalifera*, autre espèce clef des operculines paléogènes.

Le nom *boissyi* d'Archiac ne fut guère utilisé depuis sa création en 1850. Un seul exemplaire type collé contre une nummulite est conservé dans la collection d'Archiac au Musée de Paris. La num-

Source : MNHN, Paris

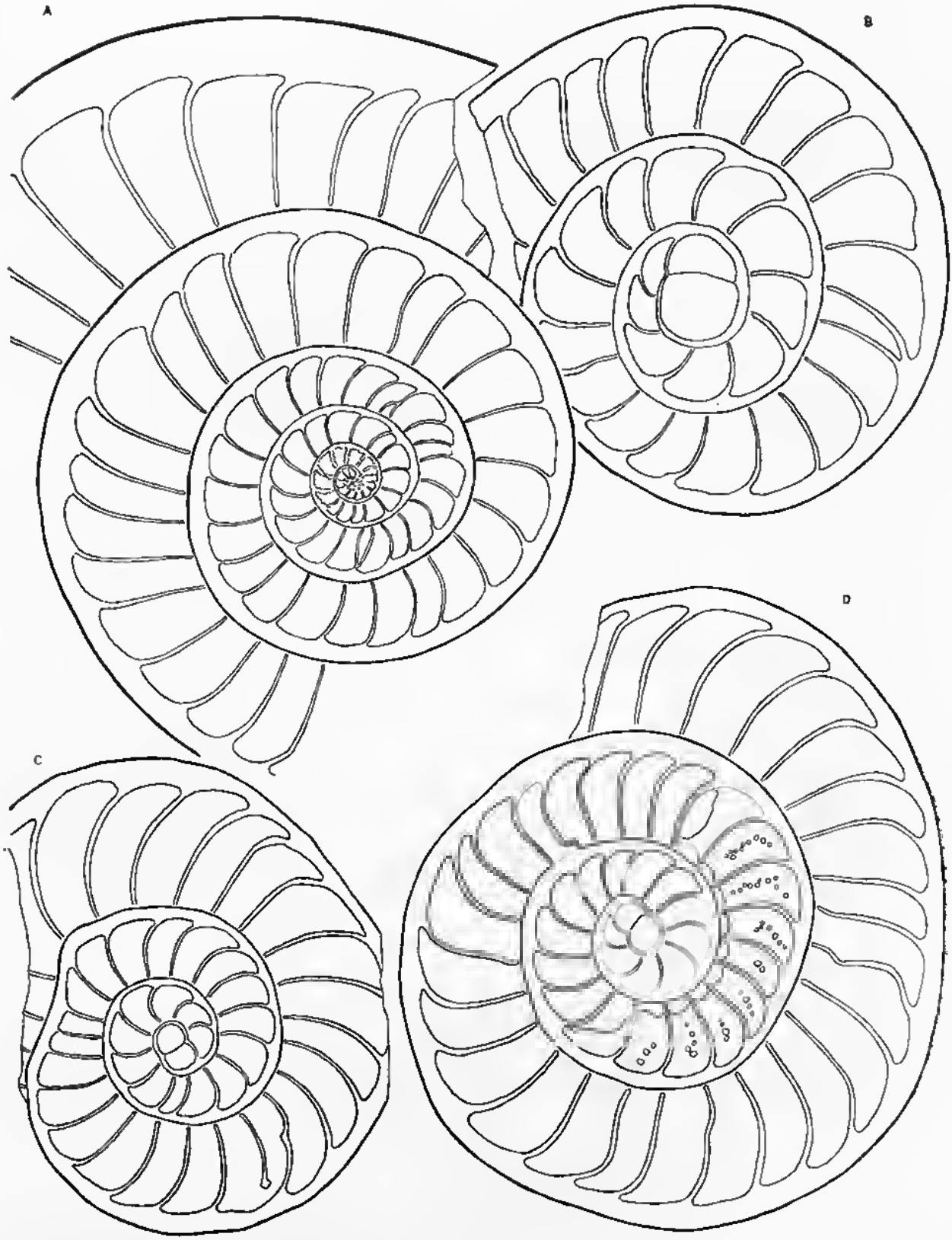


FIG. 25. — A, B : *Operculina praespira* (Douvillé). Coupes équatoriales × 20. Pobla de Lillet, Catalogne. 2 km au Sud de la route Pobla de Lillet-Gombreny, à partir du km 82. Lutétien inférieur.

A : Spécimen microsphérique, tours internes.

B : Spécimen mégalosphérique, tours internes.

C, D : *Operculina ammonea* Leymerie. Coupes équatoriales de spécimens mégalosphériques × 20. Coupe de Tremp, Catalogne, niveau 5 (voir Luterbacher 1973, p. 132, fig. 10) ; zone à *Alveolina corbarica*, Ilerdien moyen.

Source : MNHN, Paris

mulite fut déterminée par d'Archiac (1850) comme *N. biarritziana* de l'Éocène moyen. Il s'agit cependant de *N. atacicus* (Ilerdien moyen) dont l'aspect externe est similaire. *N. atacicus* cependant ne peut provenir de la localité indiquée dans les Landes puisque des couches à nummulites de l'Ilerdien n'existent pas dans cette région. Apparemment, il y a eu au temps de d'Archiac déjà une confusion d'étiquette. L'operculine collée contre la nummulite est identique à *O. ammonea*. La répartition stratigraphique de cette espèce correspond à celle de *N. atacicus*. Par conséquent, le type d'*O. boissyi* a un âge ilerdien et provient sans doute de l'Aquitaine orientale, probablement des Corbières, des environs de Coustouge où les *O. ammonea* ont un état de conservation pareil. Je n'hésite donc pas à mettre *O. boissyi* d'Archiac, 1850 en synonymie avec *O. ammonea* Leymerie, 1846.

Je ne comprends pas très bien, pourquoi M. Massieux (1973) utilise le nom *O. ammonea* dans le sens confus que lui donna Doncieux en 1926 puisqu'elle a vu les types au Musée de Toulouse et puisque la localité type de cette espèce est située proche de son terrain de travail. Or, le type déterré jadis des caves du Musée de Toulouse permet facilement de décider laquelle des espèces présente au Mt. Cayla doit porter le nom *ammonea*.

Les interprétations géologiques successives données pour la localité fossilifère du Mt. Cayla (Hottinger 1958, Toumarkine 1968) n'ont pas de signification quant à l'âge des topotypes correspondant à la seule biozone d'*Alveolina corbarica*. En ce qui concerne l'interprétation géologique, je suis entièrement d'accord pour reconnaître la position interstratifiée de ce conglomérat (Toumarkine 1968, fig. 4) en soulignant cependant que la masse des calcaires (d'un âge plus ancien) représente des blocs énormes glissés et entourés de conglomérats comme l'on en voit aussi sur le versant S des Pyrénées dans des niveaux stratigraphiques analogues. Les conglomérats de ce type furent interprétés par Mutti et al. (1972) comme des remplissages de chenaux marquant le départ des masses mobiles du sbelf vers les profondeurs du bassin pour former plus loin de leur origine les sédiments du type flysch.

O. exiliformis Pavlovec, 1966 fut décrite avant la découverte des types de Leymerie dans les caves du Musée de Toulouse. Les proportions analogues des sections et la coupe tangentielle montrant les granules interseptaux (Pavlovec 1966, texte fig. 1) permettent d'identifier cette espèce yougoslave sans équivoque comme *O. ammonea*.

Répartition : Fréquente dans les faciès les plus calcaires fournissant des operculines, cette espèce est largement répandue dans tous les dépôts pyrénéens datant de l'Ilerdien moyen. On la connaît en Yougoslavie, en Grèce (calcaire de Klokova) et au Pakistan. Les gisements qui ont pu être datés avec précision appartiennent tous aux biozones d'*Alveolina moussoulensis* et d'*Alveolina corbarica* (Ilerdien moyen).

Operculina marinellii Dainelli, 1915.
(Pl. 27-29 ; texte, figs. 22B-D, 26).

1863. — *O. biconcava* Schafhäutl, K. E., p. 105 ; pl. 14, fig. 4 [nomen oblitum].
1868. — *O. canalifera* d'Archiac. Gümbel, C. W., p. 86 ; pl. 2, fig. 112.
1915. — *O. marinellii* Dainelli, G., p. 170 ; pl. 18, figs. 27-28.
1915. — *O. canalifera* d'Archiac. Dainelli, G., *pars* ; pl. 18, figs. 29, 30.
1964. — *O. marinellii* Dainelli. Hottinger, L., p. 1019 ; pl. 3, fig. 10.
1964. — « *Assilina* » aff. *praespira* Douvillé. Hottinger, L. ; pl. 3, figs. 12, 13.
1970. — *O. marinellii* Dainelli. Kecskemeti, T., p. 154, fig. 1.

Synonymie : Le nom *O. biconcava* Schafhäutl créé pour un seul exemplaire relativement mal conservé du Kressenberg (Bavière, Éocène inférieur) fut mis en synonymie par Gümbel en 1868 déjà avec *O. canalifera*. Depuis, ce nom ne fut plus utilisé. Je le considère comme oublié (*nomen oblitum*). Ceci nous permet de valoriser le nom mieux défini *marinellii* qui est basé sur des photographies excellentes.

Diagnose émendée : Basé sur les topotypes de Buttrio (Frioul ; Cuisien moyen, voir Hottinger 1960, p. 217), nous concevons cette espèce de manière à inclure tous les représentants cuisiens

Source : MNHN, Paris

du groupe d'*O. ammonea*. L'ornementation correspond à ce qui définit le groupe entier, les pustules interseptales étant particulièrement nombreuses chez les topotypes. Ceux-ci proviennent d'un faciès relativement calcaire, peu profond dont le matériel est resédimenté dans un chenal similaire à celui du Mt. Cayla (voir p. 68). Dans les faciès plus marneux et plus profonds du même âge en Espagne méridionale (subbétique de Benidorm, Alicante), les *O. marinellii* ont une spire plus lâche et une ornementation plus légère.

Les caractères internes correspondent à ceux du groupe. Les formes cuisiennes sont caractérisées par leur taille intermédiaire entre celles d'*O. ammonea* et d'*O. praespira*. Le diamètre de la mégalosphère varie de 250 — 400 µm (moyenne 300 — 350 µm). On trouve des formes de passage à *O. praespira* dans les gisements alpins du Cuisien supérieur (Blangg près Yberg).

Répartition : Cuisien des Alpes helvétiques, de l'Italie septentrionale et de l'Espagne méridionale. Le domaine pyrénéen n'en a fourni jusqu'à présent que dans les calcarénites du Cuisien des environs de Pau (Gan-Berdoulou), de Royan (« Grande Cote », collection de l'École des Mines, Paris et Coudures, Aquitaine occidentale) et dans le bassin des Asturies (S. Vicente de la Barquera, loc. 5 et Roiz, loc. 11 voir Hottinger 1960, p. 194).

Operculina praespira praespira (H. Douvillé), 1905.
(Pl. 30, 31 ; texte, figs. 22A, 25A, B).

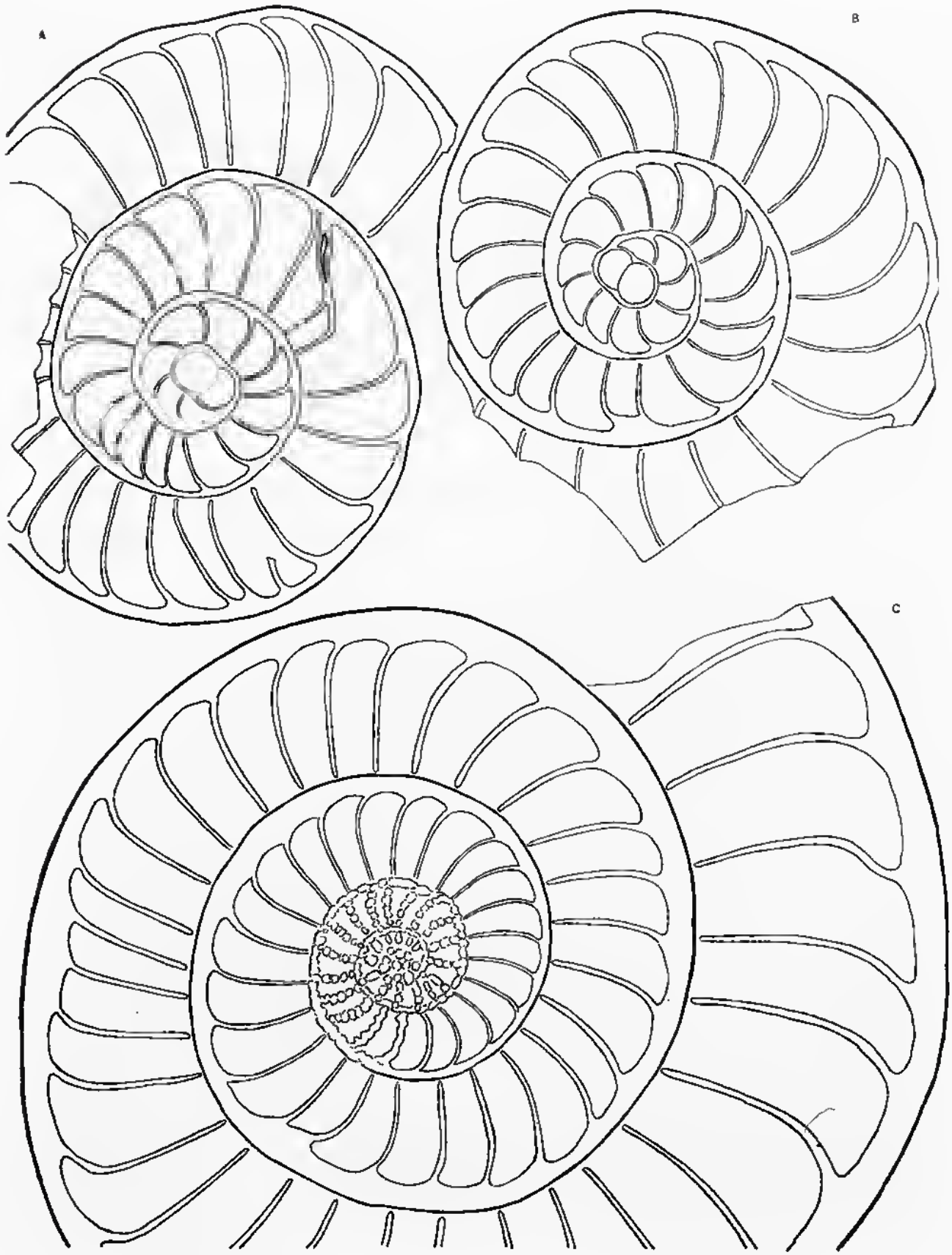
1883. — *Operculina* cf. *canalifera* d'Archiac. Schwager, C., p. 144 ; pl. 19, fig. 3.
1900. — *Operculina africana* Wolff, W., p. 573, fig. 53.
1905a. — *Assilina praespira* Douvillé, H., p. 31, figs. 3, 4.
non 1926. — *Assilina praespira* Douvillé. Doncieux, L., p. 54 ; pl. fi, figs. 4-7.
1929. — *Assilina praespira* Douvillé. Llueca, F. G., p. 222 ; pl. 15, figs. 1-7.
1935. — *Assilina praespira* Douvillé. Arni, P., p. 123 ; text fig. 1 ; pl. 11.
1941. — *Assilina praespira* Douvillé. De Witt Puyt, J. F. C., p. 59 ; pl. 2, fig. 35.
1964. — « *Assilina* » *praespira* Douvillé. Hottinger, L. ; pl. 3, fig. 9.
1964. — *Assilina praespira* Douvillé. Bombita, G. H., p. 429 ; pl. 23, figs. 1-3 ; pl. 24, figs. 1-3 ; pl. 30, figs. 4-7.
1966. — *Operculina praespira* (Douvillé). Pavlovec, R., p. 255 ; pl. 1.
1966. — *Camerina praespira* (Douvillé). Cole, W. S., p. 248 ; pl. 22, fig. 8.
1969. — *Operculina praespira* (Douvillé). Pavlovec, R., p. 170 ; pl. 10-11.
1970. — *Assilina praespira* Douvillé. Kecskemeti, T., p. 154, fig. 1.

Synonymie : La liste synonymique montre une homogénéité rare dans l'usage du nom *praespira* qu'il faut maintenir à tout prix. *O. africana* Wolff, sans doute identique à *O. praespira*, aurait bien la priorité, mais ce nom n'a jamais été utilisé depuis sa création. Il est tombé dans l'oubli à tel point qu'en 1958 Azzaroli créa un homonyme pour une operculine oligo-miocène (dont la validité n'est d'ailleurs pas certaine). Pour sauver le nom *praespira* bien défini et souvent utilisé, *O. africana* Wolff est déclaré ici *nomen oblitum*.

Discussion : La plupart des spécimens figurés jusqu'à présent représentent la génération microsphérique que l'on reconnaît facilement dans le terrain. Mais pour distinguer cette espèce de ses prédécesseurs du groupe et en particulier des formes de passage à *O. marinellii* du Cuisien supérieur, il faut sectionner les formes mégalosphériques pour mesurer la taille du proloculus. Celle-ci varie autour de 500 µm. Tous les autres caractères sont pareils aux autres espèces du groupe et ne se distinguent que par la taille. On ne connaît cependant pas de variantes à spire relativement lâche comme chez les représentants cuisiens de ce groupe.

Répartition : *O. praespira* est la seule survivante des grandes operculines paléogènes à l'Éocène moyen. Elle constitue un élément mineur mais constant des faunes provenant des faciès à assilines

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

du Lutétien inférieur. Elle est représentée un peu partout dans les domaines Nord et Sud des Alpes, dans les Balcans, dans les Pyrénées, dans les Cordillières Bétiques et en Égypte.

Operculina praespira maxima Pavlovec, 1969.

1969. — *O. maxima* Pavlovec, R., p. 171, texte fig. 5 ; pl. 12, 13.

Discussion : *O. maxima* n'est retenue ici que sous forme de sous-espèce puisqu'elle existe à côté d'*O. praespira* dans les faunes yougoslaves et hongroises du Lutétien inférieur. Au Vicentin, l'on trouve des exemplaires encore au Lutétien moyen. Il y a un passage graduel dans la morphologie d'*O. praespira* à *O. maxima*.

Avec sa taille impressionnante (jusqu'à 4 cm de diamètre) et avec son irrégularité de la spire provoquée souvent par un dédoublement de la spire, *O. praespira maxima* démontre vraiment la fin d'une longue évolution. Celle-ci est parallèle à l'évolution des grandes assilines du type *exponens* et *spira* et se termine avec les mêmes tendances à l'irrégularité et au gigantisme ainsi qu'à la même époque géologique.

Groupe d'*Operculina canalifera*

Operculines de grande taille ornées selon le mode « collier », à spire lâche. Le pas de la spire ne cesse d'augmenter jusqu'au stade adulte. Les dernières loges, souvent lisses et fragiles, ne sont conservées qu'exceptionnellement (fig. 27).

Les représentants de ce groupe dominent les faunes d'operculines de l'Ilerdien moyen et du Cuisien dans des faciès relativement calcaires. Ils se composent de deux espèces successives dans le temps : *O. canalifera* (Ilerdien moyen) et *O. escheri* (Cuisien).

O. heberti du Paléocène moyen est intégrée tentativement dans ce groupe quoique son ornementation soit peu caractéristique. L'allure de la spire la rapproche cependant plus étroitement des espèces de ce groupe que de n'importe quelle autre espèce des groupes voisins.

L'espèce *O. salsa* (forme B) et *O. subsalsa* (forme A) érigée par Davies et Pinfold (1937) pour des spécimens ilerdiens provenant des Marnes de Patala au Pakistan, se rapproche d'*O. canalifera* ou bien elle en est synonyme. Je n'ai pas de matériel suffisant à ma disposition pour trancher la question.

Operculina heberti Munier-Chalmas, 1884.
(Texte, figs. 27M-O, 28).

1884. — *O. heberti* Munier-Chalmas *in* Hébert, E., p. 619 ; pl. 30, figs. 1, 2.
1955. — *O. heberti* Munier-Chalmas. Mangin, J., p. 241 ; pl. 3, figs. 1-8.
1958. — *O. heberti* Munier-Chalmas. Mangin, J., p. 261.
? 1958. — *O. pseudoheberti* Mangin, J., p. 259 ; texte, fig. 44.
1962. — *O. heberti* Munier-Chalmas. Villatte, J., p. 291 ; pl. 21, figs. 1, 2 ; pl. 22, figs. 3, 4.
1964. — *O. heberti* Munier-Chalmas. Hottinger, L. ; pl. 1, fig. 7.
1972. — *O. heberti* Munier-Chalmas. Tambareau, Y. ; pl. 13, figs. 1, 2.

Fig. 26. — *Operculina marinellii* Dainelli. Coupes équatoriales × 20. Cuisien inférieur ou moyen.
A : Spécimen mégalosphérique. Benidorm, Alicante, Espagne méridionale.
B : Spécimen mégalosphérique. Guttaring, Carinthie, Autriche méridionale. Éch. H. Schauh 63109 (voir Van Hinte 1963) ; « couches à Nummulites du Sonnberg ».
C : Spécimen microsphérique. Provenance comme le précédent.

Source : MNHN, Paris

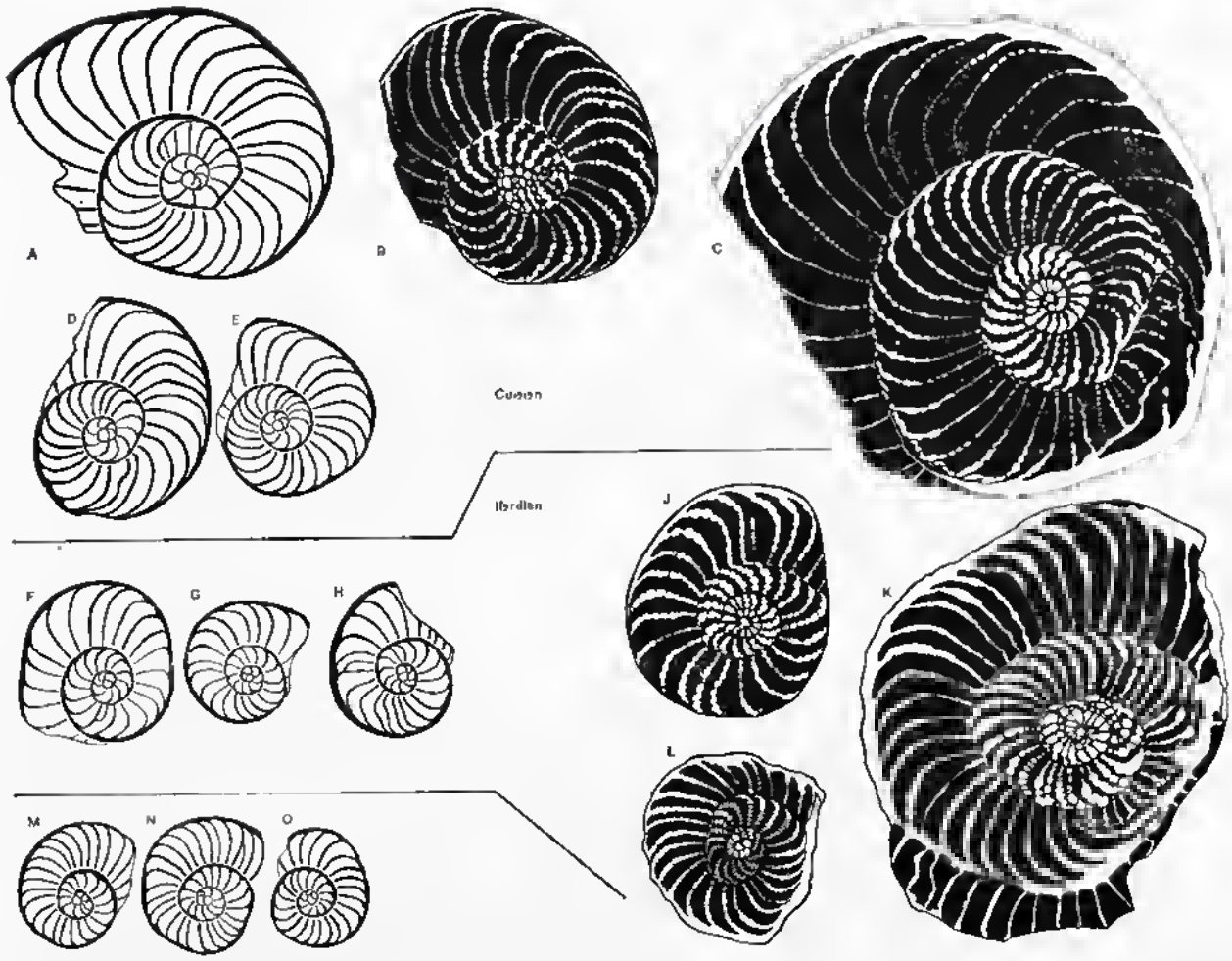


Fig. 27. — Groupe d'*Operculina canalifera* d'Archiac. Dessins à la chambre claire montrant l'allure de l'ornementation et de la spire. Partiellement d'après Hottinger 1964, pl. 1, 4. × 5.

A-E : *O. escheri* n. sp. Benidorm, Alicante. C : forme microsphérique ; les autres : formes mégalosphériques.

F-L : *O. canalifera* d'Archiac. J, K : formes microsphériques ; F-H, L : formes mégalosphériques, Aragon, Montagne Noire, Aquitaine orientale. J : Tremp, Catalogne ; K : Serraduy, Catalogne.

M-O : *O. heberti* Munier-Chalmas. Formes mégalosphériques, topotypes. Latoue, Petites Pyrénées. Paléocène moyen.

Discussion : J. Mangin (1955) donna une bonne description morphologique des topotypes de cette espèce. Beaucoup moins claire est la définition donnée pour *O. pseudoheberti* Mangin, 1958 que nous mettons tentativement en synonymie avec *O. heberti*. Certains exemplaires à spire serrée sont peut-être identiques à *O. azilensis*. Le statut d'*O. pseudoheberti* ne peut être fixé définitivement qu'après une révision stratigraphique et paléontologique des localités types en Espagne.

Les coquilles sont lisses et leurs parois sont recristallisées. Y. Tambareau (1972, pl. 13, fig. 2) a figuré un spécimen provenant de Bouzin, Vallée de la Noue, Petites Pyrénées, où l'on voit des piliers interseptaux assez grossiers rappelant l'ornementation des *Operculina complanata* s. str. Certains spécimens topotypes de Latoue en montrent aussi quand on les immerge dans l'eau.

O. heberti n'est connue jusqu'à présent que dans le domaine pyrénéen. Elle habite généralement un milieu écologique différent de celui des *Ranikothalia* contemporaines. R. Villatte (1968) l'a trouvée cependant avec une *Ranikothalia* plate, assez similaire dans son aspect externe à celui des *O. heberti*, dont l'identité spécifique n'est pas éclaircie encore.

Source : MNHN, Paris

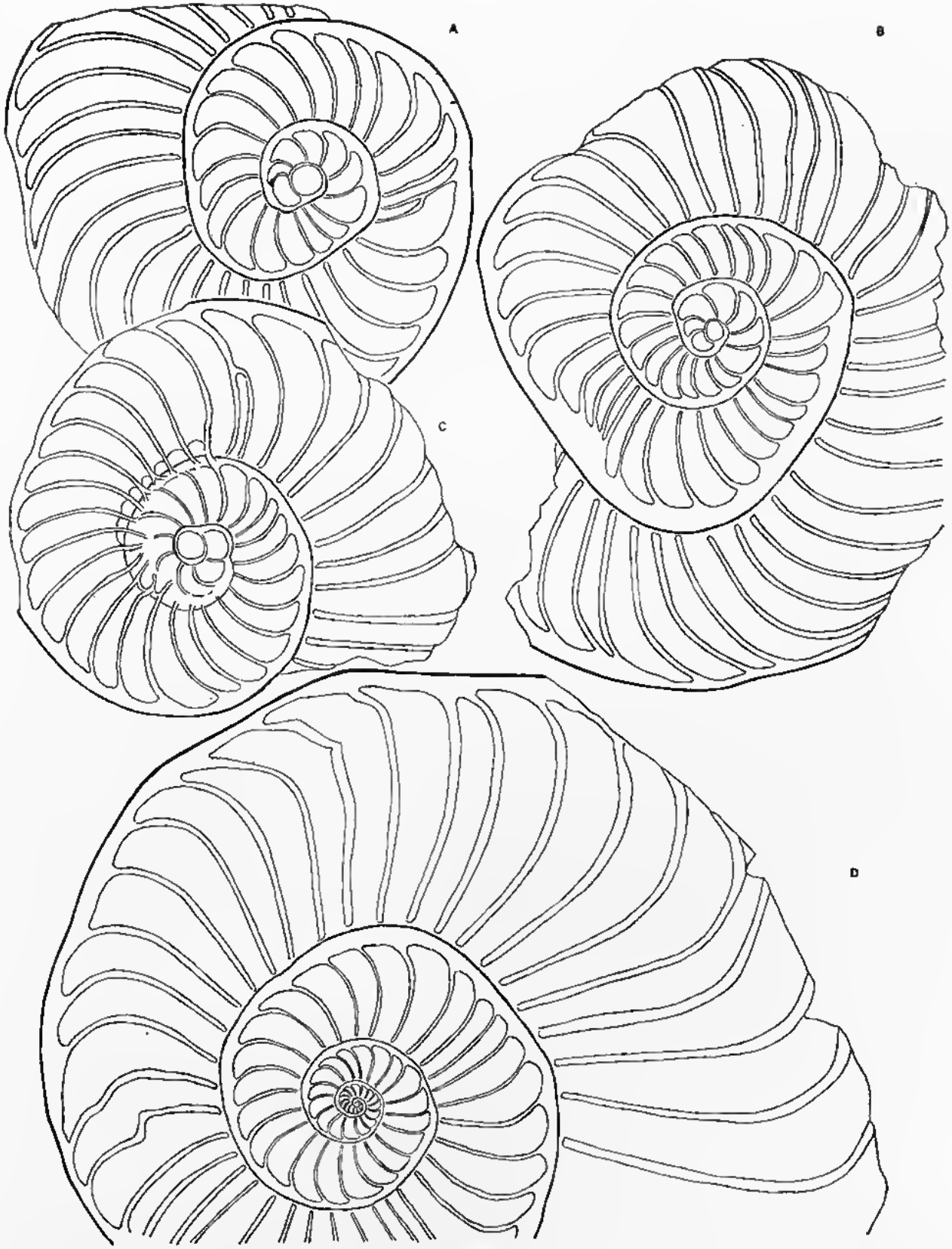


FIG. 28. — *Operculina heberti* Munier-Chalmas. Coupes équatoriales × 20. Topotypes provenant de Latoue, Petites Pyrénées, France, Paléocène moyen.

A, B : Formes mégalosphériques.

C : Forme mégalosphérique. Coupe non centrée révélant le caractère un peu involute des tours internes.

D : Forme microsphérique.

Source : MNHN, Paris

Operculina canalifera d'Archiac, 1853.
(Pl. 32 ; 33, figs. 3-8 ; texte, figs. 3 B, 27F-L, 29).

1853. — *O. canalifera* d'Archiac, A., et Haime, J., *pars*, p. 182, 346 ; pl. 35, fig. 5 ; pl. 36, fig. 15 ; *non* pl. 12, fig. 1 ; pl. 36, fig. 16.
1926. — *O. ammonea* Leymerie. Doncieux, L., p. 56 ; pl. 6, figs. 9-11 [formes mégalosphériques].
1926. — *O. subammonea* Doncieux, L., p. 57 ; texte fig. 21 [jeune forme mégalosphérique].
1926. — *O. canalifera* d'Archiac. Doncieux, L., p. 60 ; pl. 6, figs. 22-27 ; pl. 7, figs. 1-5 [formes microsphériques].
1929. — *O. canalifera* d'Archiac. Llueca, F. G., p. 251 *pars* ; pl. 19, fig. 13 ; pl. 20, fig. 4 ; *non* pl. 19, figs. 5-11 ; pl. 20, figs. 1-3.
non 1929. — *O. ammonea* Leymerie in Doncieux. Llueca, F. G., p. 244 [= variante lisse d'une espèce du groupe *O. alpina*].
? 1953. — *O. depereti* Llueca var. *kastamonica* Daci-Dizer, A., p. 276 ; pl. 10, figs. 9, 10 [formes mégalosphériques].
1964. — *O. canalifera* d'Archiac in Doncieux. Hottinger, L. ; pl. 4, figs. 3-5.
1973. — *O. ammonea* Leymerie *sensu* Doncieux. Massieux, M., p. 95, *pars* ; pl. 15, fig. 9.
1973. — *O. douvillei* Doncieux. Massieux, M., p. 98, *pars* ; pl. 17, figs. 10-12.

Néotype : Forme microsphérique figurée pl. 32, fig. 1.

Localité type : Entrée E du village de Tournissan, affleurement de calcaires jaunes couronné d'une croix, au bord S de la route.

Niveau type : Zone à *Alveolina moussoulensis*, Ilerdien moyen.

Diagnose émendée : Operculines atteignant 15 mm de diamètre, entièrement évolutes, plates, ornées selon le mode « collier » : les granules sur les sutures septales sont disposés en une seule rangée en s'épaississant sur la courbure distale du septum. Le centre de la coquille est couvert de pustules. Pas de granules interseptaux. Le cordon marginal n'est pas développé. De l'extérieur, il n'est visible qu'au dernier tour chez les formes A, un peu avant peut-être chez les formes B. Son relief est souvent exagéré par l'écrasement des parois latérales très minces du test pendant la compaction du sédiment.

L'allure de la spire est caractérisée par l'augmentation constante de son pas jusqu'au stade adulte de la croissance. Il en résulte une spire particulièrement lâche. Les septes sont courbés en arrière avec un rayon de courbure relativement grand. Les caractères distinctifs de cette espèce par rapport aux autres représentants du groupe sont les dimensions absolues des éléments morphologiques. Le diamètre de la mégalosphère en est l'élément le plus facilement mesurable ; il varie de 125 à 220 µm. L'embryon correspond au type isolépidine : les volumes de la mégalosphère et de la deutéroconque sont à peu près similaires.

Chez les formes B, on compte 40 loges environ par tour d'un rayon de 7 mm. Chez les formes A, il y a 20 à 23 loges par tour d'un rayon de 3 mm.

Discussion de la synonymie : La confusion autour de ce nom d'espèce est une des raisons pour lesquelles toutes les grandes operculines paléogènes n'ont guère été utilisées en biostratigraphie. La difficulté provient d'abord du fait que A. d'Archiac et J. Haime (1853) réunirent deux formes distinctes, *O. ammonea* sensu Leymerie et *O. canalifera* s. str. Ultérieurement, L. Doncieux (1926) créa des noms séparés pour les formes A et B chez toutes les espèces trouvées en Aquitaine orientale. Son *O. canalifera* ne représente que la génération microsphérique. La génération mégalosphérique correspondante est décrite sous le nom *O. ammonea* sans que Doncieux réalisât qu'il s'agissait de formes A, à l'exception d'un exemplaire jeune où la mégalosphère était visible et qui reçut le nom *subammonea*. *O. ammonea* sensu Leymerie fut décrite par Doncieux sous le nom *Assilina praespira*, une des raisons pour admettre un âge erroné, lutétien inférieur pour les séries ilerdiennes des Corbières et de la Montagne Noire. L'espagnol F. G. Llueca (1929) reprit la conception d'*O. canalifera* selon Doncieux. Il ne distingua pas les générations et ne réussit pas à séparer les formes plus petites de l'Ilerdien (*O. canalifera* s. str.) des formes plus grandes du même groupe provenant du Cuisien subbétique. Pour définir

Source : MNHN, Paris

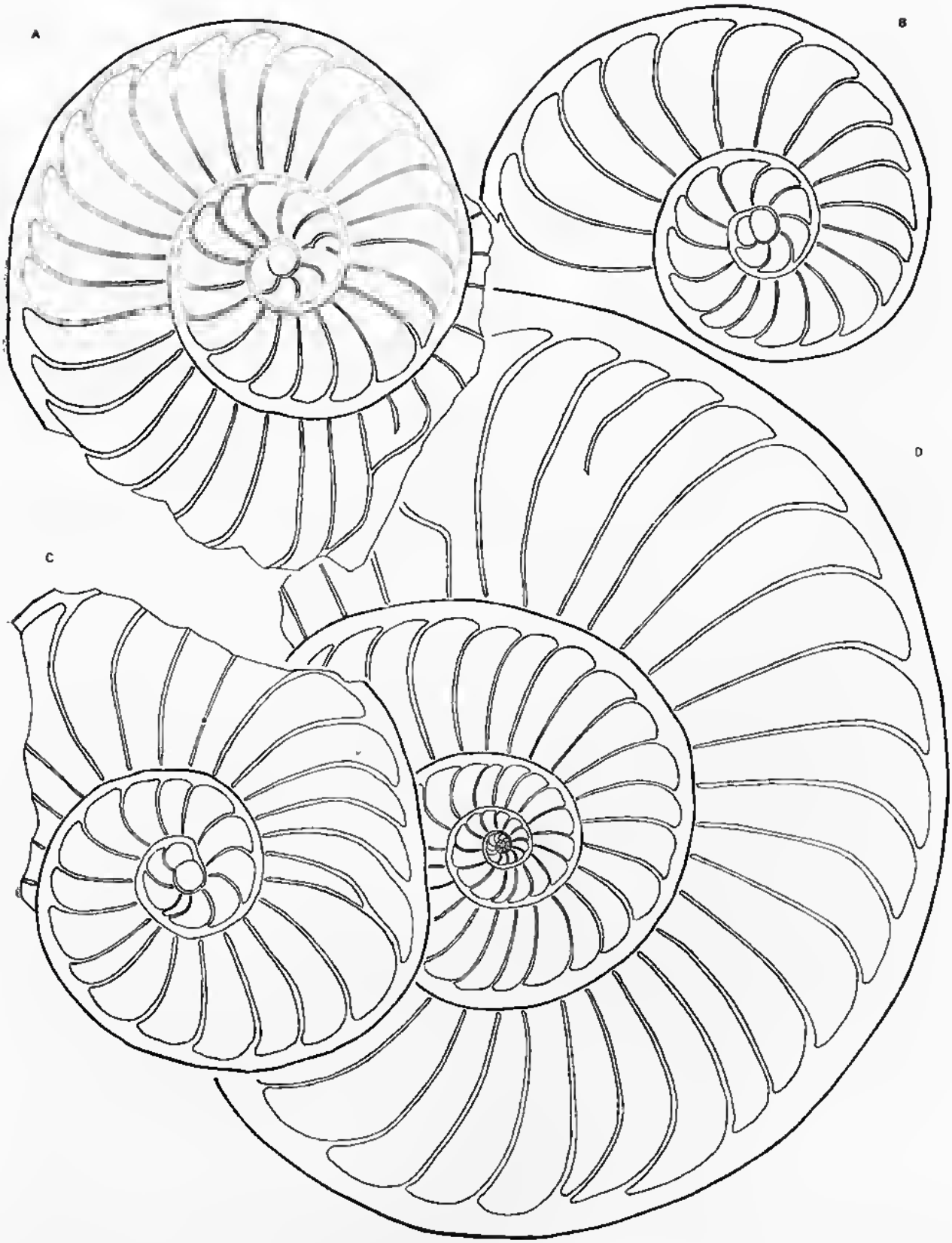


Fig. 29. — *Operculina canalifera* d'Archiac. Coupes équatoriales × 20. Topotypes provenant de Tournissan, Corbières, France. Ilerdien moyen, zone d'*Alveolina moussoulensis*.

A-C : Formes mégalosphériques.

D : Forme microsphérique.

Source : MNHN, Paris

le nom *O. ammonea*, il fit reproduire les figures de Doncieux et détermina à tort des variantes lisses d'une espèce du groupe *O. alpina* de l'Éocène moyen comme *O. ammonea*. M. Massieux (1973) enfin réunit *O. canalifera* sensu Doncieux, *O. ammonea* sensu Leymerie et *O. douvillei* sensu Doncieux sous le même nom spécifique *O. douvillei*.

Désignation d'un néotype : Les types de d'Archiac n'étant pas conservés dans sa collection au Musée de Paris, il faut désigner un néotype pour redéfinir l'espèce. Dans son texte (1853, p. 346), d'Archiac insiste sur le fait que c'est le matériel de la localité Tournissan (Corbières) qui lui permit d'approfondir la diagnose de son espèce. Cette localité est toujours facilement accessible. En approchant sur la route de l'entrée Est du village de Tournissan, une croix en fer forgé couronne un petit affleurement de calcaires jaunes à côté de la route. Les intercalations marneuses y fournissent de nombreux exemplaires A et B d'*O. canalifera* à côté de quelques alvéolines (*A. moussoulensis*), quelques nummulites du groupe *N. globulus* et quelques discocyclines. Le néotype y fut choisi. Avec ce choix, on obtient plusieurs avantages à la fois. La localité type est accessible et exactement définie. Le nom *O. ammonea* Leymerie retrouve une signification nouvelle et importante. Enfin, les localités types des espèces ilerdiennes représentant les trois rameaux phylétiques parallèles les plus importants des operculines paléogènes sont regroupées dans une région restreinte, ce qui facilitera des études ultérieures.

Répartition : Ilerdien moyen du domaine pyrénéen, dans la plupart des échantillons contenant des operculines.

Operculina escheri n. sp.
(Pl. 33, figs. 1, 2 ; pl. 34, 35 ; texte, figs. 27A-E, 30).

1915. — *O. tellinii* Marinelli. Dainelli, G., p. 1fi9 ; pl. 14, figs. 21-2fi, 31, 32.
1929. — *O. canalifera* d'Archiac. Llueca, F. G., p. 251, *pars* ; pl. 19, figs. 5-12 ; pl. 16, figs. 1-3.
1953. — *O.* cf. *granulosa* Leymerie. Daci-Dizer, A., p. 274 ; pl. 10, fig. 11.
1953. — *O. canalifera* d'Archiac var. nov. sp. Daci-Dizer, A., p. 270 ; pl. 10, fig. 4.
1961. — *O. gigantea* Mayer-Eymar. Nemkov G. I. et Barkhatova H., p. 118 ; pl. 10, figs. 6-9 ; *non* fig. 10.
1961. — *O. ammonea* Leymerie. Nemkov G. I. et Barkhatova H., p. 117 ; pl. 11, figs. 1-3.
1964. — *O.* aff. *canalifera* d'Archiac in Doncieux. Hottinger, L. ; pl. 4, figs. 1, 2.
1967. — *O. gigantea* Mayer-Eymar. Nemkov, G. I., p. 262, *pars* ; pl. 43, figs. 2, 5-7.

Holotype : Spécimen microsphérique figuré pl. 34, figs. 4, 5.
Localité type : Gan : Bos d'Arros (Basses Pyrénées, France).
Niveau type : Cuisien inférieur.

Dérivation du nom : Dans la collection Mayer-Eymar, des échantillons de cette espèce (pl. 21) sont désignés par *O. escheri* sur les étiquettes. Mayer-Eymar avait donc reconnu qu'il s'agissait d'une espèce particulière sans la décrire dans ses publications. A la mémoire de ce grand savant spécialiste du Tertiaire européen je reprends sa désignation spécifique qui fut donnée en honneur de J. Konrad Escher von der Linth, pionnier géologue et naturaliste de la Suisse (1767-1823).

Diagnose : Operculine avec les caractères du groupe (p. 71) de grande taille, atteignant 25 mm de diamètre chez les formes B, 8 — 10 mm chez les formes A. Le dernier tour, lisse et fragile chez les formes B en particulier (texte, fig. 43) n'est conservé que rarement. Le diamètre des mégalosphères varie de 350 — 500 µm. 22 — 25 loges par tour de spire atteignant un rayon de 5 mm chez les formes A ; 40 loges environ (rayon de 9 mm) et 45 loges (rayon de 13 mm) chez les formes B. La spire s'ouvre rapidement et régulièrement dans les deux générations.

Rapports et différences : Cette operculine nouvelle ne se distingue d'*O. canalifera* que par sa taille plus grande. Je la conçois d'une manière assez large incluant les variantes dont les mégalosphères varient de 350 à 500 µm de diamètre, tandis que pour *O. canalifera*, il varie de 125 — 220 µm.

Discussion et synonymie : La liste synonymique indique que *O. escheri* du Cuisien fut con-

Source : MNHN, Paris

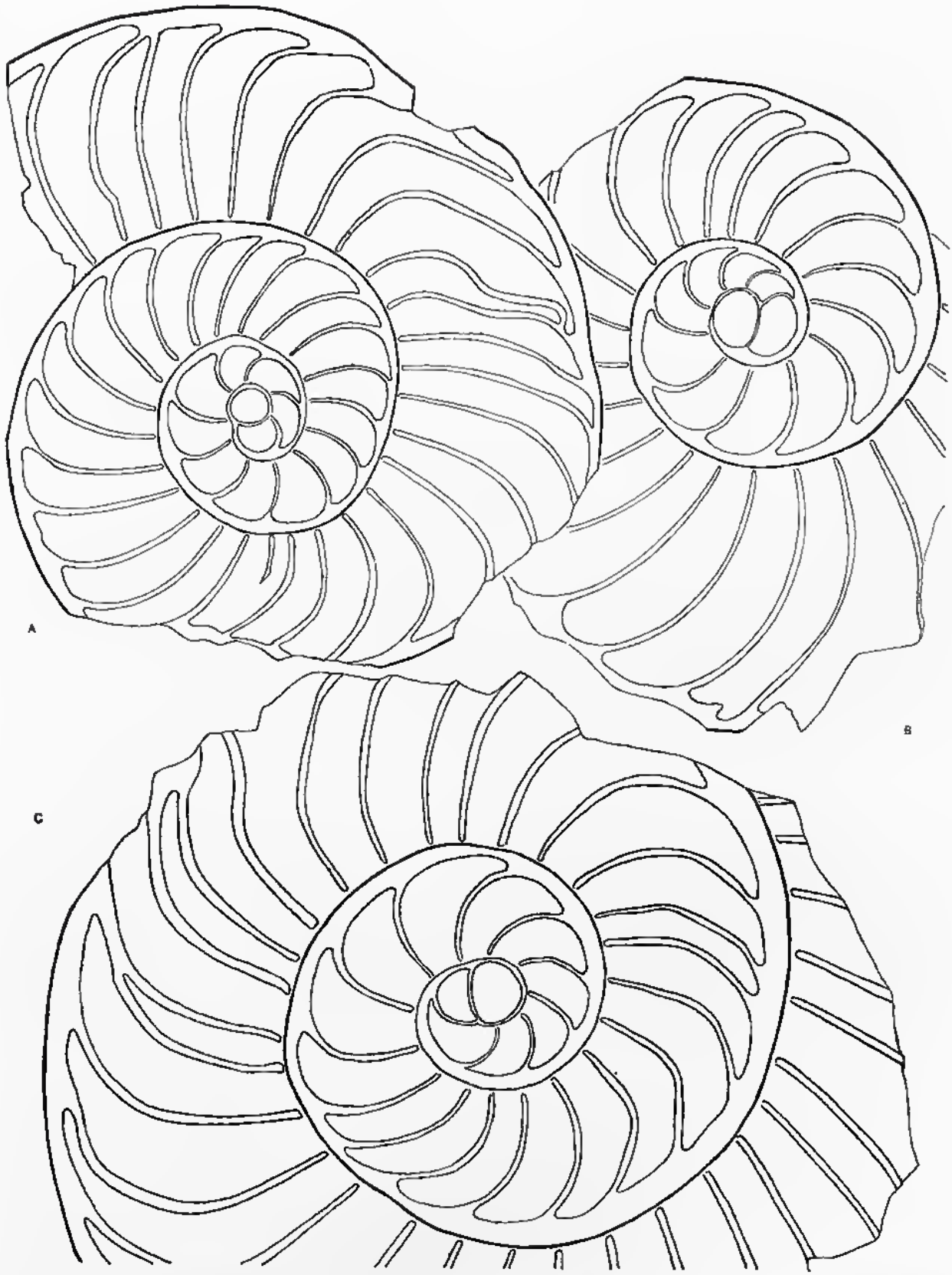


Fig. 30. — *Operculina escheri* n. sp. Formes mégalospbériques, coupes équatoriales × 20. Cuisien inférieur et moyen.
A : Buttrio (Casa Ottelio), Frioul, Italie septentrionale.
B : Huescar, au SW de la Sagra, Espagne méridionale.
C : Guttaring, Carinthie, Autriche méridionale. Sonnberg, éch. 88 (voir van Hinte 1963, fig. 7).

Source : MNHN, Paris

fondue avec *O. canalifera* de l'Ilerdien parce que son ornementation et l'allure de sa spire sont similaires. La signification des différences de taille n'a pu être reconnue qu'après la révision stratigraphique de l'Éocène des Pyrénées permettant de séparer les niveaux stratigraphiques de l'Ilerdien et du Cuisien. D'un autre côté, sa taille importante et sa spire très lâche conduisaient à confondre *O. escheri* avec « *O.* » *gigantea* Mayer-Eymar (voir p. 130). Présentant des trabécules transverses, « *O.* » *gigantea* est cependant une nummulite qui se distingue d'*O. escheri* en outre par une spire encore plus ouverte et par une courbure différente des septes. Chez les operculines du groupe d'*O. canalifera*, en général, les septes sont relativement droits et radiaires dans la partie proximale de la loge et recourbés dans la partie distale seulement. Chez « *O.* » *gigantea*, la courbure est répartie sur une plus grande partie du septum, le rayon de courbure y étant par conséquent plus grand.

Répartition : Du point de vue stratigraphique, il est utile d'indiquer ici les localités ne figurant pas dans la littérature indiquée par la liste synonymique, où *O. escheri* fut trouvée. Pyrénées : Gan, Bos d'Arros et Berdoulou. Bassin des Asturies, Espagne : Roiz (couche 9, voir Hottinger 1960, p. 193). Cordillières bétiques, Espagne : Benidorm plage. (Aujourd'hui tous les affleurements y ont disparu sous les bâtiments touristiques). Région de Huescar : Au sud-ouest de la Sagra, dans l'unité tectonique intermédiaire entre le Prébétique et le Subbétique (voir Foucauld 1964).

Alpes suisses : Mayer-Eymar indique sur les étiquettes du matériel de sa collection les localités suivantes, toutes dans la région d'Yberg (Schwyz) : Sauerbrunn, Höhengütsch, Blangg, Heikentobel, Stockweid, Gschwend. Un exemplaire provient du Ober-Authalbach près d'Einsiedeln. Pour l'interprétation stratigraphique de ces localités, nous renvoyons le lecteur aux travaux de F. J. Kaufmann (1877, p. 104) et de Jeannet, Leupold et Buck (1935 ; l'on y trouvera la littérature stratigraphique locale dans l'index bibliographique p. 51). Schlierenflysch (S 605 ; Schaub 1951, p. 19, 38). Alpes méridionales : Sonnenberg, Guttaring en Carinthie, Autriche (ech. 379, Van Hinte 1963, fig. 7). Buttrio près Udine, Frioul (Hottinger 1960, p. 217).

Toutes ces localités sont datées soit par des nummulites soit par des alvéolines du Cuisien inférieur et moyen. Par conséquent *O. escheri* caractérise également cet intervalle stratigraphique.

Groupe d'*Operculina alpina*

Operculines de petite taille, à ornementation intermédiaire entre le type « à collier » et le type « granulé », sans pustules interseptales. Les septes sont ornés d'une seule rangée de piliers ornementaux dont le diamètre n'augmente que de peu depuis l'extrémité proximale jusqu'au recourbement distal d'un même septum. Le relief des piliers est extrêmement variable ainsi que l'épaisseur relative de la coquille (voir Roveda 1961, p. 193, fig. 15, pour *O. alpina*).

La spire est relativement lâche. Son pas augmente graduellement jusqu'au stade adulte. Les septes juvéniles sont falciformes, les septes adultes, droits et radiaires, se recourbent brusquement en arrière dans la partie distale de la loge. Le rayon de cette courbure est plus court que celui des groupes voisins des operculines s. str.

Les représentants de ce groupe ont un dimorphisme faible. Les formes microsphériques sont toujours très rares. Je suppose que le cycle de reproduction dans ce groupe est différent de celui des groupes voisins.

Ce groupe d'operculines est représenté depuis l'Ilerdien moyen jusqu'à l'Oligocène. La morphologie des coquilles ne change que lentement au cours des temps : le proloculus des formes A augmente de diamètre et les tours internes deviennent plus lâches. En même temps, la coquille adulte atteint une taille de plus en plus importante. Pour mesurer ce dernier caractère, il faut cependant trouver du matériel où le dernier tour du test mince et fragile est conservé.

La confusion dans les listes synonymiques traduit le changement lent dans l'histoire géologique de ce groupe et la stabilité des caractères ornementaux. Dans tous les cas où des spécimens de ce groupe ne sont figurés que par leur aspect externe, une erreur d'un pas dans l'évolution vers le haut ou vers le bas n'est pas à exclure. En 1868 déjà, Gümbel réunit tous les représentants alpins de ce groupe d'un

Source : MNHN, Paris

âge Cuisien à Priabonien sous un seul nom sans que l'on puisse dire de quel niveau stratigraphique son exemplaire figuré dût provenir.

Quant à l'indication de l'âge géologique donné par les auteurs citant des représentants de ce groupe, il faut se réserver son opinion jusqu'à la solution des difficultés biostratigraphiques que l'on éprouve à définir la limite inférieure et supérieure du Priabonien en milieu néritique, sans le concours des foraminifères pélagiques. Par conséquent, je prie le lecteur de noter les listes synonymiques données ici avec un grain de sel.

Dans ce groupe, un nombre particulièrement élevé de noms spécifiques anciens seraient disponibles. Dans la plupart des cas, ils n'ont pas été utilisés depuis plus de 100 ans. Pour sauver les noms plus ou moins stabilisés et actuellement en usage comme par exemple *O. alpina* Douvillé, il faut, à mon avis, négliger des droits de priorité au profit de la stabilité de la nomenclature en déclarant certains de ces anciens noms des *nomina oblita*. En procédant de cette manière, nous évitons de longues recherches compliquées pour retrouver les types et les anciennes localités types, travail dont la valeur scientifique me paraît sujette à discussion au moment où l'on a des noms disponibles qui ont une signification claire.

Nous réunissons dans ce groupe *O. custugensis* Massieux, 1973 de l'Ilerdien avec les espèces émendées suivantes : *O. karreri* (Cuisien), *O. parva* (Lutétien), *O. schwageri* (Biarritzien) et *O. alpina* (Priabonien). Toutes ces espèces successives sont définies par les dimensions des stades juvéniles mégalosphériques mesurables en coupe équatoriale. Il y a des formes de passage entre les espèces successives. Il est incertain s'il existe un successeur oligocène. Les « *O.* aff. *alpina* » figurées par Hottinger (1964, pl. 5, fig. 2) représentent peut-être des spécimens décortiqués appartenant à « *O.* » *complanata* Defr.

Les formes américaines *O. mariannensis* Vaughan et *O. tuberculata* Vaughan et Cole provenant toutes les deux du calcaire d'Ocala en Floride, montrent une disposition de l'ornementation similaire à celle du groupe d'*O. alpina*. Douvillé (1930) avait rapproché *O. mariannensis* à *O. parva*. Les caractères internes des formes américaines étant insuffisamment connues, il faut laisser la question en suspens. Dans tous ces cas, des études supplémentaires sont nécessaires.

Operculina custugensis Massieux, 1973.

1964. — *O.* aff. *parva* Douvillé. Hottinger, L., p. 1020 ; pl. 3, fig. 8.
1973. — *O. custugensis* Massieux, M., p. 96 ; pl. 15, figs. 17-20 ; pl. 16, figs. 1-4.

Remarques : Je n'ai rien à ajouter à la description détaillée donnée par M. Massieux (1973) de ce prédécesseur ilerdien du groupe d'*O. alpina*. Cette forme passe facilement inaperçue à côté des nombreux autres grands foraminifères des faciès marneux ilerdiens à cause de sa petite taille. Son ornementation est aussi variable que celle de ses successeurs, *O. karreri* et *O. parva*. Elle s'en distingue surtout par ses dimensions plus réduites et par la courbure falciforme des septes qui prolonge le stade juvénil jusqu'à l'avant-dernier tour de spire. Très souvent cependant, le dernier stade de croissance à septes droits, operculiniformes, n'est pas conservé.

Operculina karreri Penecke, 1885.
(Pl. 36, 37 ; texte, figs. 31H-P).

? 1868. — *O. sublaevis* Gümbel, C., p. 87 ; pl. 2, fig. 113 : nomen oblitum.
1885. — *O. karreri* Penecke, K. A., p. 346 ; pl. 4, fig. 1.
1961. — *O. parva* Douvillé. Nemkov G. et Barkhatova H., p. 113 ; pl. 9, figs. 7-12.
1964. — *O.* aff. *parva* Douvillé. Hottinger, L., p. 1020 ; pl. 3, figs. 6, 7.
1967. — *O.* sp. ; Nemkov, G. ; pl. 43, fig. 8.
1967. — *O. parva* Douvillé. Nemkov, G., p. 264 ; pl. 43, figs. 9-12.

Source : MNHN, Paris

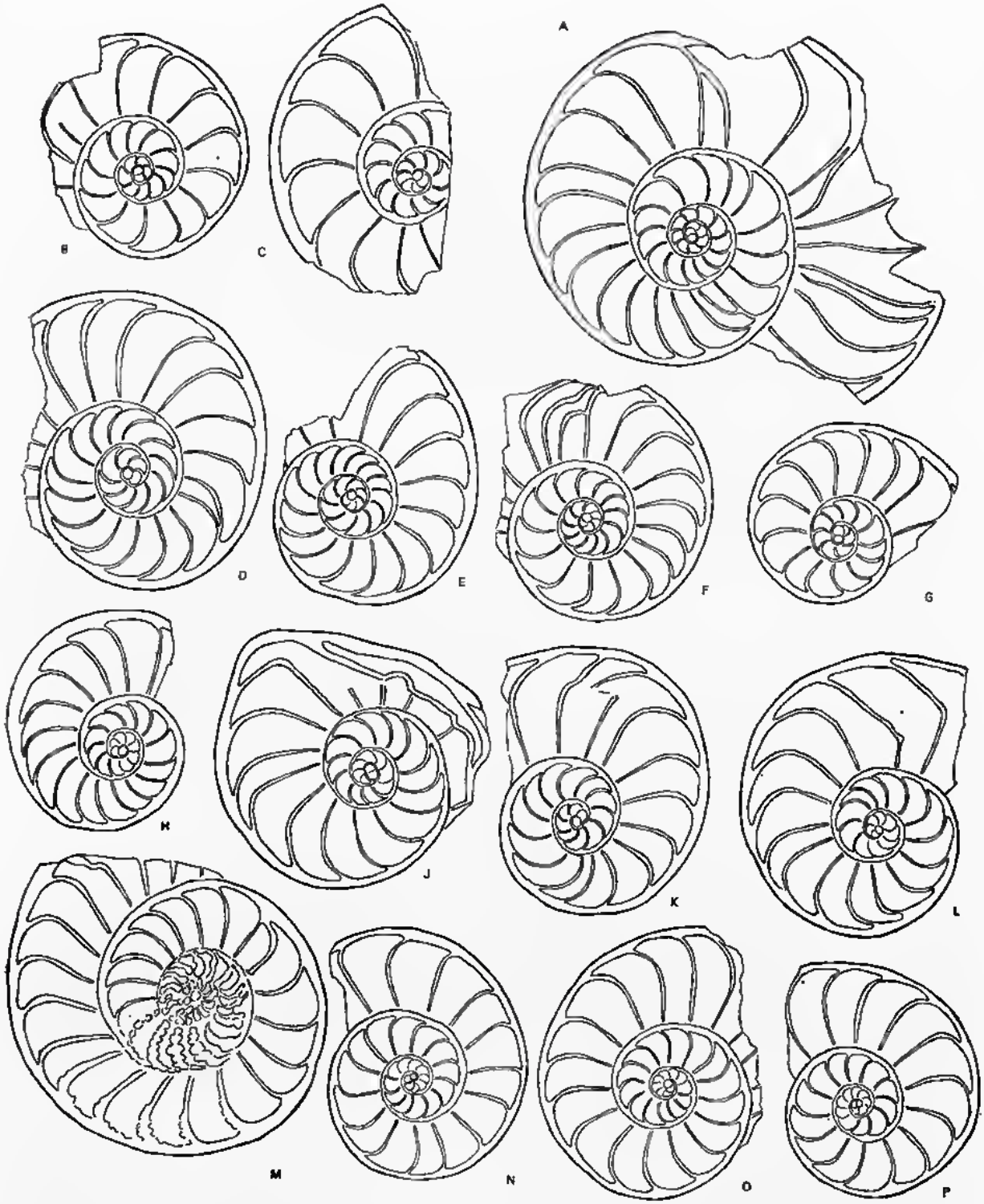


Fig. 31 — Operculines du groupe *O. alpina*. Formes mégalosphériques, coupes équatoriales, × 20.

A : *O. schwageri* Silvestri. Igualada, km 56,1 de la route à Valls, Catalogne, Espagne septentrionale. Biarritzien.

B, C : *O. parva* Douvillé. Vérone, Avesa, couche 10 (voir Hottinger, 1960, p. 209, fig. 110). Lutétien moyen.

D-G : *O. parva* Douvillé. S de Bagà, Brocà, Catalogne (voir Hottinger, 1960, p. 183). Lutétien inférieur.

H-L : *O. karreri* Penecke. Bos d'Arros, Gan près Pau, Basses Pyrénées, France, Cuisien.

M-P : *O. karreri* Penecke. Topotypes. Sonnberg, Carinthie, Autriche (loc. 379 in Van Hinte, 1963). Cuisien. La coupe fig. M n'est pas contrée. Dans la partie centrale coupée tangentiellement, l'ornementation caractéristique du groupe devient visible.

Source : MNHN, Paris

1967. — *O. granulosa* Leymerie. Nemkov, G., p. 266 ; pl. 43, figs. 13-15.
1967. — *Operculinella unica* Nemkov, G., p. 272 ; pl. 1, fig. 4.
1974. — *O. parva* Douvillé et O'Gorman. Golev, B. T., p. 29 ; pl. 1, figs. 1-18.
1974. — *O. compressa* Golev, B. T., p. 31 ; pl. 1, figs. 19-27.

Mon collègue J. van Hinte a attiré mon attention sur ce nom spécifique de Penecke datant de 1885 en m'envoyant des topotypes du Sonnberg (Carinthie) pour étude. Ils correspondent si bien aux représentants cuisiens de ce groupe trouvés en Aquitaine occidentale que l'on peut retenir ce nom en lui donnant une signification plus précise basée sur les coupes équatoriales.

Diagnose émendée : Operculine de petite taille (2-3 mm de diamètre) avec les caractéristiques générales du groupe. Son ornementation lourde rappelle celle des formes primitives du groupe *O. subgranulosa*. C'est pourquoi *O. karreri* et *O. ornata* n. sp. se ressemblent en coupe axiale. La spire est serrée dans les premiers tours et variable dans les tours adultes.

Les formes épaisses, et en particulier les topotypes du Sonnberg, ont des tours adultes relativement serrés correspondant bien à la figure originale de Penecke (1885) tandis que les formes plus minces provenant d'un milieu plus marneux comme celui du Cuisien des environs de Gan (Pau, Basses Pyrénées) ont des tours adultes plus lâches. Le diamètre de la mégalosphère varie de 50 — 75 µm chez les topotypes, de 60 — 85 µm chez les formes pyrénéennes. Deutéroconque plus ou moins sphérique provoquant un aspect isolépidin de l'embryon. Un tour de spire dont le rayon atteint 1 mm compte 13 ou 14 loges. Pendant 1 tour et demi (correspondant à 15 — 20 pas de croissance), les septes juvéniles sont falciformes. Dans les tours suivants, ils sont recourbés de la manière caractéristique du groupe. La forme microsphérique n'est pas connue jusqu'à présent.

Répartition : Topotypes provenant du Sonnberg près Guttaring, Carinthie, Autriche méridionale (localités 78, 88, 379 dans Van Hinte 1963 ; pl. h. t. 3, fig. 7). Pyrénées : Tuilerie de Gan, Berdoulou et Bos d'Arros, tous au S de Pau, Basses Pyrénées, France. Cordillières bétiques : Coupe de la plage (aujourd'hui inaccessible) au S de Benidorm dans le Subbétique, province d'Alicante, Espagne méridionale. Crimée (URSS) : voir liste synonymique, Nemkov 1967.

Toutes ces localités citées sont datées du Cuisien inférieur par des assilines, des nummulites ou des alvéolines.

Operculina parva Douvillé, 1930.
(Texte, figs. 31B-G).

1855. — *O. crenato-costata* Schauroth, K. F., p. 545 ; pl. 3, fig. 8, *nomen oblitum*.
1855. — *O. semicostata* Schauroth, K. F., p. 545 ; pl. 3, fig. 9, *nomen oblitum*.
1930. — *O. parva* Douvillé, H., p. 383 ; pl. 22, figs. 31-36.
1954. — *O. pellatispiroides* Colom, G., p. 182 ; pl. 10, figs. 1-5.
1963. — *O. subgranulosa* d'Orbigny. Bieda, F., p. 47 ; pl. 5, figs. 1-4.
1964. — *O. parva* Douvillé. Hottinger, L., p. 1020 ; pl. 3, figs. 4, 5 ; pl. 5, fig. 6.

Diagnose émendée : Operculine de petite taille (3-4 mm de diamètre) avec les caractéristiques générales du groupe. Ornementation très variable, lourde dans la plupart des cas, mieux différenciée en granules que chez son prédécesseur *O. karreri*. Appareil embryonnaire du type isolepidine : la deuteroconque est presque sphérique, d'un diamètre très voisin de celui du proloculus variant de 70 — 100 µm. Stade juvénile composé de 12 — 18 loges à septes falciformes formant 1,5 — 2 tours de spires. Stade adulte à spire variable où les septes sont espacés. Le tour de spire atteignant un rayon d'un mm se compose de 11 — 14 loges. Le nombre de loges par tour de spire n'augmente que graduellement dans les tours externes. La forme microsphérique n'est pas connue jusqu'à présent.

Discussion : H. Douvillé érigea l'espèce *O. parva* pour une série d'Operculines minuscules provenant des environs de Biron au S d'Orthez (Aquitaine occidentale, France). A l'endroit où son

Source : MNHN, Paris

échantillon avait été pris, des formes mégalosphériques de petite taille de nummulites striées et probablement aussi des coquilles décortiquées de nummulites sont accumulées dans les marnes par un courant et séparées du reste de la faune que l'on retrouve en lentilles irrégulières dans la tuilerie voisine (Hottinger 1960, p. 205). Ces formes striées, interprétées comme nummulites « primitives », furent attribuées par erreur au Thanétien. Or, dans la tuilerie voisine, les *O. parva* apparaissent à côté d'une faune de nummulites, assilines et alvéolines caractéristiques du Lutétien (zone d'*Alveolina munieri*) ce qui nous conduit à admettre un âge lutétien comme niveau biostratigraphique type pour *O. parva*.

O. parva est difficile à séparer d'*O. karreri* du Cuisien. La mégalosphère est un peu plus volumineuse et les tours suivants sont un peu plus lâches chez la forme lutétienne. Les différences apparaissent surtout dans les tours adultes qui sont plus lâches que chez *O. karreri* et plus serrés que chez *O. schwageri* du Biarritzien. Malheureusement, les coquilles complètes sont toujours rares, le dernier tour étant très souvent décortiqué. Pour déterminer correctement cette espèce, il faut plusieurs bonnes coupes équatoriales permettant de juger des limites de la variabilité intraspécifique considérable.

Répartition : Cette operculine de petite taille est sans doute présente dans la plupart des gisements à assilines et nummulites plates du Lutétien. On la rencontre très souvent en plaque mince aussi mais elle préfère un faciès marneux. Jusqu'à présent elle ne fut que rarement déterminée avec précision puisqu'il faut chercher longtemps des exemplaires dégagés dans les fractions fines des lavages parmi les innombrables fragments des grandes nummulites dominant les faunes. Pour redéfinir cette espèce, je me suis basé sur les topotypes de la tuilerie de Biron et sur du matériel provenant des localités suivantes : Brocà, versant Sud des Pyrénées en Catalogne, voir Hottinger 1960, p. 183, Lutétien inférieur. Cahurt (Ste Marie de Gosse, Bas Adour, France), carrière Lassalle ; Lutétien inférieur, voir Hottinger, Schaub, Vonderschmitt 1956, p. 465). Collines de Vérone (Italie septentrionale), niveau et localité 10 in Hottinger 1960, figs. 109 et 110, p. 208 ; Lutétien moyen.

Operculina schwageri Silvestri, 1928.
(Pl. 38, figs. 1-3 ; texte, figs. 4 A, 31A, 32).

1878. — *O. hungarica* Hantken, M., p. 202 ; fig. 29. *Nomen oblitum.*
1883. — *O. pyramidum* (Ehrenberg). Schwager, C., p. 143 ; pl. 29, fig. 4.
1928. — *O. schwageri* Silvestri, A., p. 112 ; note infra p. 3.
1929. — *O. alpina* Douvillé. Llueca, F. G., p. 246 ; pl. 18, figs. 24-27 ; pl. 19, figs. 1-2.
1930. — *O. pyramidum* (Ehrenberg). Cuvillier, J., p. 138 ; pl. 13, fig. 5.
1961. — *O. alpina* Douvillé. Nemkov, G. et Barkhatova, N. ; pl. 11, figs. 5-6.
1964. — *O.* cf. *alpina* Douvillé. Hottinger, L., p. 1020 ; pl. 3, figs. 1-3 ; pl. 5, figs. 4, 5.
1967. — *O. alpina* Douvillé. Nemkov, G., p. 269 ; pl. 45, figs. 5, 7-19.
1967. — *O. alpina* Douvillé var. *granulosa* Nemkov non Leymerie ; Nemkov, G., p. 269 ; pl. 45, fig. 6.
1967. — *O. parva* Douvillé. Köhler, E., p. 60 ; pl. 10, fig. 6.
1971. — *O. alpina* Douvillé. Ferrer, J., p. 34 ; texte, fig. 18.

Néotype : Exemplaire figuré pl. 38, fig. 3N.

Localité type : Gebel Mokhattam, le Caire, Égypte.

Niveau type : « Couches à *Operculina pyramidum* », voir Said, 1962, p. 97. Sommet de l'Éocène moyen (Biarritzien).

Désignation du néotype : En Égypte, les « *O. pyramidum* Schwager, 1883 » ont une répartition verticale considérable dans l'Éocène moyen de la vallée du Nil, autour du Caire. Au moins deux formes d'âge différent mais appartenant à la même lignée d'*O. alpina* se cachent derrière les citations d'*O. pyramidum*. Mayer-Eymar avait d'ailleurs remarqué les différences morphologiques entre les formes d'un âge différent. Dans sa collection, l'on trouve des échantillons provenant d'Hélouan par exemple qui sont marqués par sa main du nom de « *O. minutula* M. » (= *O. cf. parva* Douvillé, Lutétien). Il est particulièrement urgent dans ce cas de fixer un type pour cette espèce répandue permettant

Source : MNHN, Paris

de la délimiter nettement de l'espèce importante *O. alpina* du Priabonien. Les exemplaires de Schwager déposés jadis au Musée de Munich furent détruits pendant la deuxième guerre mondiale. C'est pourquoi nous choisissons un néotype provenant d'un échantillon riche récolté dans la partie sommitale du Gebel Mokhattam par Ph. F. Sarasin.

Synonymie : A. Silvestri (1928) observa que *Planulina pyramidum* Ehrenberg, 1838 doit être, selon la description originale en latin, une forme trochospiralée qui ne peut être une operculine. Il introduisit par conséquent le nom nouveau *O. schwageri* pour l'operculine égyptienne que Schwager avait si clairement décrite et figurée en 1883 sous le nom *O. pyramidum*. Ce changement de nom valable et logique passait inaperçu par les auteurs européens ultérieurs. En Égypte, le nom *O. pyramidum* est employé toujours sans qu'un effort ait été fait pour comparer cette forme à d'autres espèces européennes, et en particulier à *O. alpina*, sa voisine.

En Hongrie, M. Hantken avait trouvé des operculines dans la série paléogène du bassin de Dorog. Au moins une partie de ces operculines doivent être identiques à *O. schwageri*. Ces operculines hongroises sont mentionnées dans Hantken, 1871 sous le nom de *O. granosa* Hantken dans les explications des planches, sous le nom de *O. granulata* Leymerie dans le texte. La traduction en allemand, parue en 1872, cite *O. granulata* Leymerie dans le texte et dans les explications des planches. Dans sa monographie de 1878, Hantken reprend la figure de 1871 sur la page 202, fig. 29 en commentant : « Dans un travail antérieur, cette operculine fut appelée *O. granulata* Leymerie, mais depuis je suis persuadé qu'il s'agit d'une espèce nouvelle » (traduction du hongrois par T. Kecskemeti). Sans description particulière, il lui donna le nom *O. hungarica* Hantken. Les indications concernant la provenance du matériel ne contiennent que la désignation générale « bassin du Dorog ; étage à operculines ». Peut-on et doit-on insister sur la priorité de ces anciens noms ? Je ne pense pas que les indications sur *O. hungarica* soient suffisantes pour remettre ce nom en usage au détriment d'*O. schwageri*. Les noms *granosa* Hantken, 1871 et *granulata* Leymerie in Hantken, 1871 sont de toute façon des *nomina vana* résultant d'une citation imprécise d'*O. granulosa* Leymerie, 1846 (basée peut-être sur Gümbel, 1868), tandis que *O. hungarica* Hantken, 1878 est déclaré ici *nomen oblitum*. Il fut en effet oublié totalement car il ne figure même pas dans le catalogue des foraminifères d'Ellis et Messina (1940) et il n'est même pas utilisé localement, en Hongrie.

Diagnose émendée : Operculine de taille moyenne, atteignant 5 mm de diamètre, avec les caractères généraux du groupe. L'ornementation consiste en granules bien différenciés dont l'épaisseur et le relief varient cependant considérablement. Diamètre de la mégalosphère 75 — 125 µm (moyenne 100 µm). Stade juvénile mal délimité à septes falciformes variant d'un tour de spire avec 8 — 10 loges à deux tours avec 18 loges au maximum (moyenne 1 tour et demi avec 12 — 14 loges). Le tour de spire atteignant 1 mm de diamètre se compose de 10 — 14 loges (moyenne 12 loges). Les tours externes de la spire sont lâches, leur pas augmente rapidement. Les formes microsphériques sont trop rares pour que leurs caractères puissent être utiles dans la diagnose spécifique qui repose essentiellement sur les mesures des mégalosphères et sur l'allure de la spire des formes A.

Rapports et différences : *O. schwageri* se distingue d'*O. alpina* par sa spire juvénile plus serrée. L'exemplaire d'*O. schwageri* figuré par Hottinger 1964, p. 1025 ; pl. 5, fig. 4 a, n'est d'ailleurs pas une forme microsphérique mais une forme mégalosphérique à spire relativement serrée.

O. schwageri se distingue d'*O. parva* le plus facilement par sa spire adulte plus lâche où les septes sont relativement rapprochés. Par conséquent, les loges des tours externes sont nettement plus hautes que celles des *O. parva*. En comparant les mesures de l'appareil embryonnaire et des tours juvéniles données dans les diagnoses, il est évident qu'il faut tenir compte d'une variabilité considérable nécessitant un nombre suffisant de coupes équatoriales pour une détermination spécifique précise.

Répartition : A la fin de l'Éocène moyen (Biarritzien), *O. schwageri* pénètre dans les zones écologiques occupées au Lutétien encore par les grandes « assilines » et par *O. praespira*. *O. schwageri* domine les faciès néritiques marneux et marnocalcaires de cette époque géologique tout autour de la Méditerranée. Abondante en Égypte, on la retrouve dans l'arc alpin, sur les plateformes néritiques sud-alpines depuis l'Italie septentrionale jusqu'en Crimée. Elle est particulièrement fréquente dans les dépôts d'âge biarritzien des Pyrénées espagnoles. Pour plus de détails on se réfèrera à la liste synonymique et aux légendes des figures.

Source : MNHN, Paris

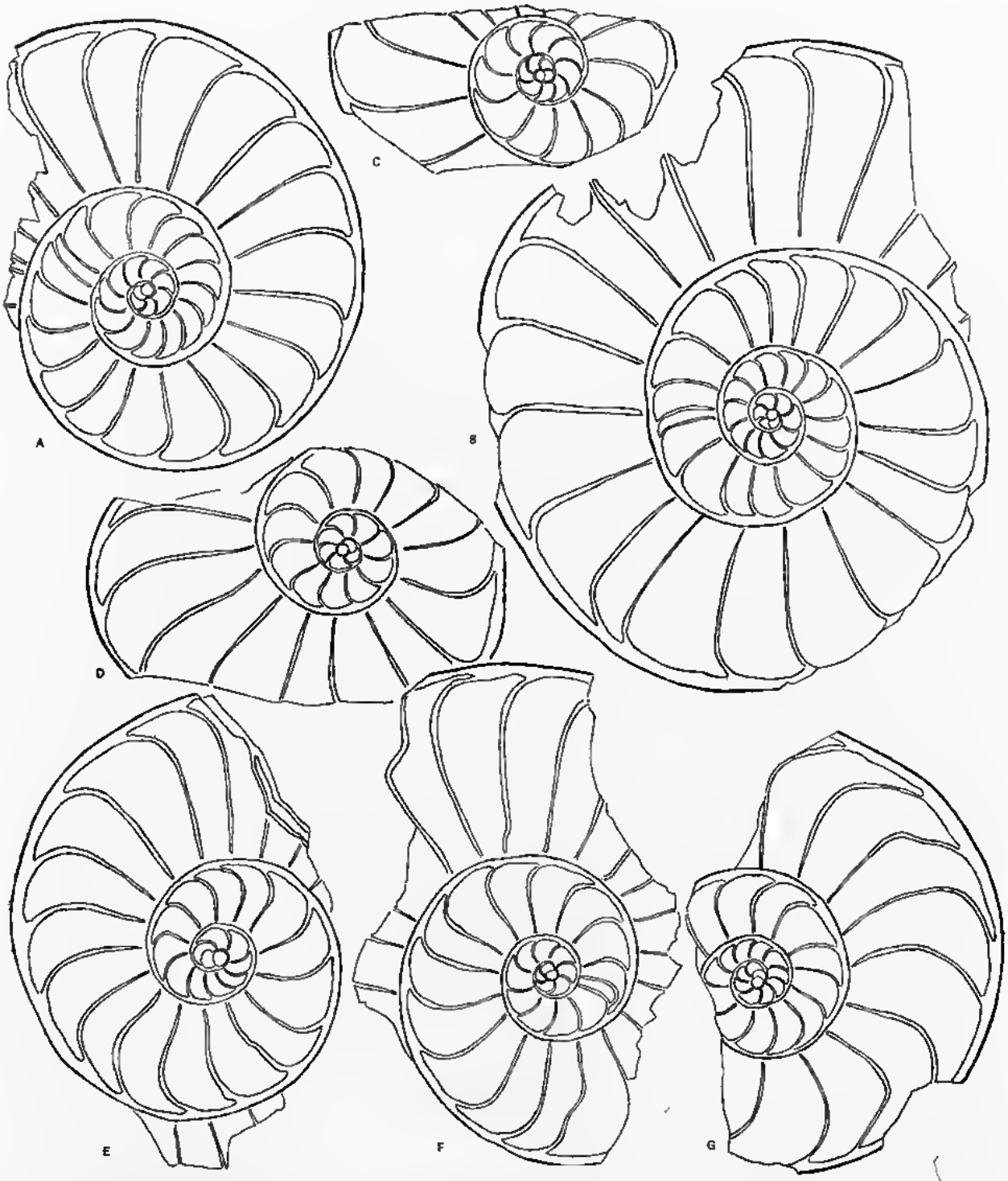


Fig. 32. — *Operculina schwageri* Silvestri. Formes mégalosphériques coupes équatoriales, × 20. Biarritzien.
A, B : Gabardiella près Bernouès, prov. de Huesca, Espagne.
C-F : Topotypes, sommet du Gebel Mokbattam, Le Caire, Égypte.
G : Igualada, Catalogne, Espagne septentrionale ; km 56,1 de la route à Valls.

Source : MNHN, Paris

Operculina alpina Douvillé, 1916.
(Pl. 38, figs. 4-6 ; texte, figs. 33, 34).

1867. — *O. sulcata* Kaufmann, F. J., p. 152 ; pl. 9, fig. 3. *Nomen oblitum.*
1867. — *O. studeri* Kaufmann, F. J., p. 151 ; pl. 9, figs. 1, 2. *Nomen oblitum.*
1867. — *O. rosacea* Kaufmann, F. J., p. 153 ; pl. 9, fig. 5. *Nomen oblitum.*
1867. — *O. marginata* Kaufmann, F. J., p. 152 ; pl. 9, fig. 4. *Nomen oblitum.*
1868. — *O. granulata* Leymerie in Gümbel, C., p. 85 ; pl. 2, fig. 111. *Nomen vanum.*
1894. — *O.* (*Frilla*) *ammonea* (Leymerie) var. *romonensis* de Gregorio, A. ; p. 10 ; pl. 1, figs. 10-15. *Nomen oblitum.*
1916. — *O. alpina* Douvillé, H., p. 329 ; texte, fig. 1.
1928. — *O. mariannensis* Vaughan, T. W., p. 158 ; pl. 1, figs. 1-4.
1936. — *O. tuberculata* Vaughan, T. W. et Cole, W. S., p. 488 ; pl. 35, figs. 1-4.
1961. — *O. alpina* Douvillé. Roveda, V., p. 192 ; pl. 16, figs. 8-12 ; pl. 18, figs. 10, 11.
1963. — *O. alpina* Douvillé. Bieda, F., p. 50 ; pl. 5, figs. 5-8.
1964. — *O.* cf. *alpina* Douvillé. Hottinger, L., p. 1020 ; pl. 5, fig. 3.
1967. — *O. alpina* Douvillé. Köhler, E., p. 59 ; pl. 10, figs. 4, 5.

Synonymie : Il a fallu revoir les topotypes de cette espèce pour décider si le nom *O. alpina* devait être retenu pour l'espèce priabonienne ou biarritzienne de ce groupe qui se ressemblent par leur aspect externe. Or, la localité type d'*O. alpina*, le calvaire de Thônes (Savoie, France) est facilement accessible et fournit une faune caractéristique du Priabonien avec *Nummulites fabianii, Pellatispira, Spiroclypeus*, etc. Les operculines du groupe *alpina* y correspondent tout à fait à celles que l'on trouve à Priabona même. Par conséquent, le nom *alpina* doit s'appliquer aux représentants priaboniens de ce groupe qui se distinguent de leurs prédécesseurs par la taille de la mégalosphère et par l'allure de leur spire. Roveda (1961) donne une description assez détaillée des *O. alpina* de Priabona sans tenir compte cependant des caractères internes.

Dans les Alpes Suisses, au Mt. Pilate près de Lucerne, Kaufmann (1867) avait décrit 4 espèces d'operculines (voir liste synonymique) représentant sans doute des variantes d'*O. alpina*. Elles proviennent de la même localité « Kilchsteine » du Mt. Pilate où affleurent les couches « à Pectinites » attribuées à l'Éocène supérieur. Dans la collection de Kaufmann, déposée actuellement à l'Université de Berne, je n'ai pas retrouvé des types utilisables. D'un autre côté les figures sont tellement schématisées que les auteurs ultérieurs ne s'en sont pas servis. Je propose donc de considérer les quatre espèces de Kaufmann comme *nomina oblita* au profit d'*O. alpina* Douvillé dont le nom est en usage depuis sa création en 1916.

En même temps, la variété *romanensis* de Gregorio, 1894, identique soit à *O. schwageri* soit à *O. alpina* est déclarée *nomen oblitum* puisque cette variété ne fut plus citée à ma connaissance depuis sa création.

Diagnose émendée fondée sur les topotypes : Operculines de taille moyenne, jusqu'à 8 mm de diamètre, avec les caractéristiques du groupe. Le relief de l'ornementation varie beaucoup : Il y a des formes plus ou moins lisses, fragiles, très aplaties et des formes épaisses à ornementation lourde. La spire est relativement lâche dès le commencement. Le diamètre des mégalospbères varie de 175 — 300 (moyenne 200) µm. Stade juvénile à septes falciformes mal délimité comprenant un tour à un tour et demi avec 7 — 16 (moyenne 11) loges. Le tour atteignant 1 mm de diamètre se compose de 10-12 loges. Tours externes similaires à ceux d'*O. schwageri*, à loges hautes. Formes microsphériques très rares, à spire plus lâche que dans les formes A. La microsphère ne dépasse pas 20 µm de diamètre.

Répartition : *O. alpina* remplace *O. schwageri* au Priabonien tout autour de la Méditerranée où un faciès marneux, néritique à discocyclines favorise leur développement. Jusqu'à présent, je n'ai étudié sa répartition verticale d'une manière systématique que dans la coupe de Pessagno (Treviso, Italie du Nord ; voir Herb et Hekel 1975, p. 118, fig. 4) où l'on rencontre des *O. alpina* typiques dans

Source : MNHN, Paris

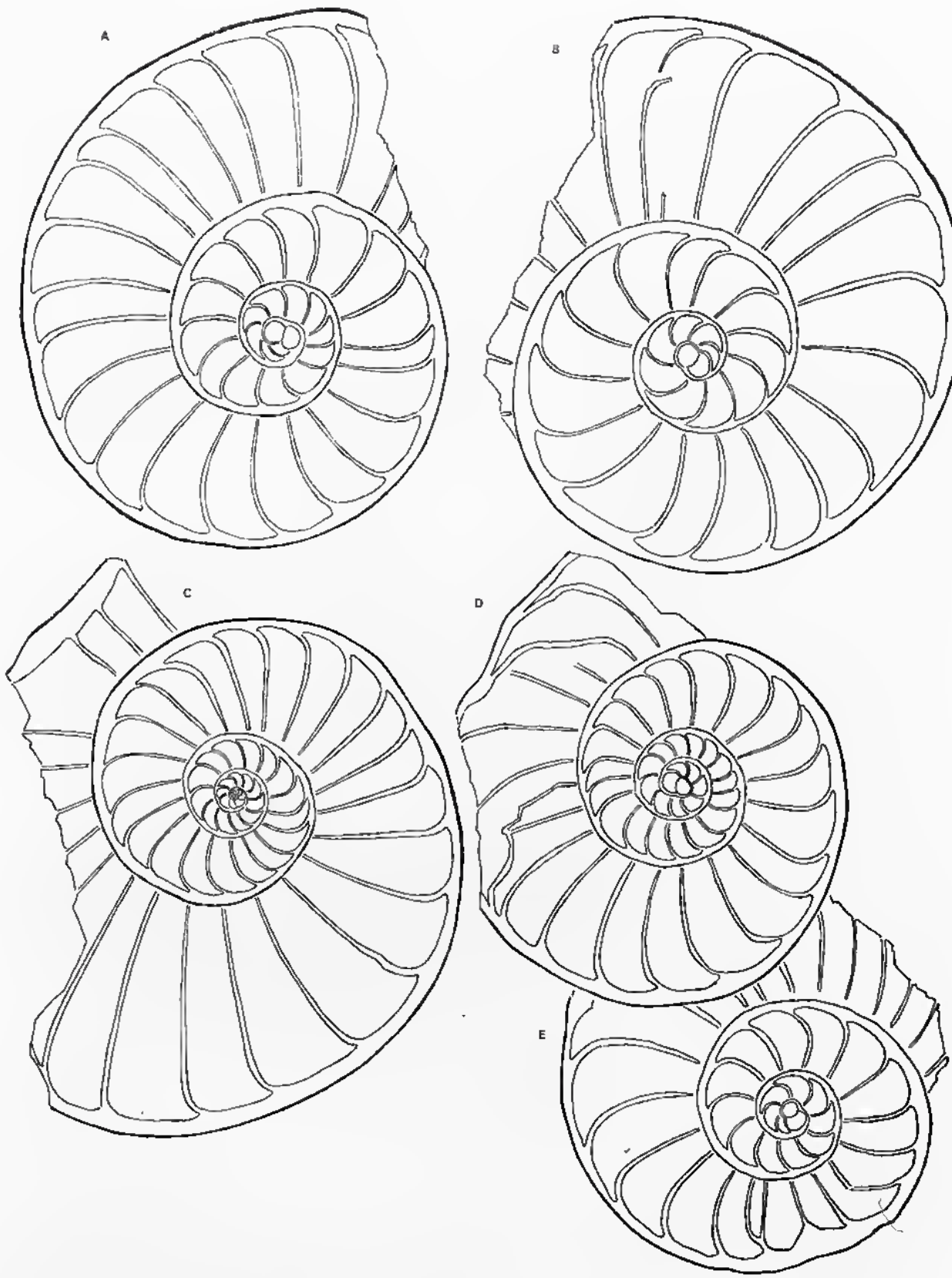


Fig. 33. — Operculines du groupe *O. alpina* Douvillé. Coupes équatoriales, × 20.
A : *O. alpina* Douvillé, forme mégalosphérique, topotype. Le Calvaire de Thônes, Savoie, Priabonien.
B : *O. alpina* Douvillé, forme mégalosphérique. Benidorm, Alicante, Espagne méridionale. Priabonien.
C-E : *O.* aff. *alpina* Douvillé, formes de passage à *A. schwageri* Silvestri. C = forme microsphérique ; D, E = formes mégalosphériques. Coupe d'Ullastret, Ampurdan, Catalogne (éch. 163, voir Palli 1972, p. 117, fig. 44 ; p. 215, tabl. 22). Biarritzien.

Source : MNHN, Paris

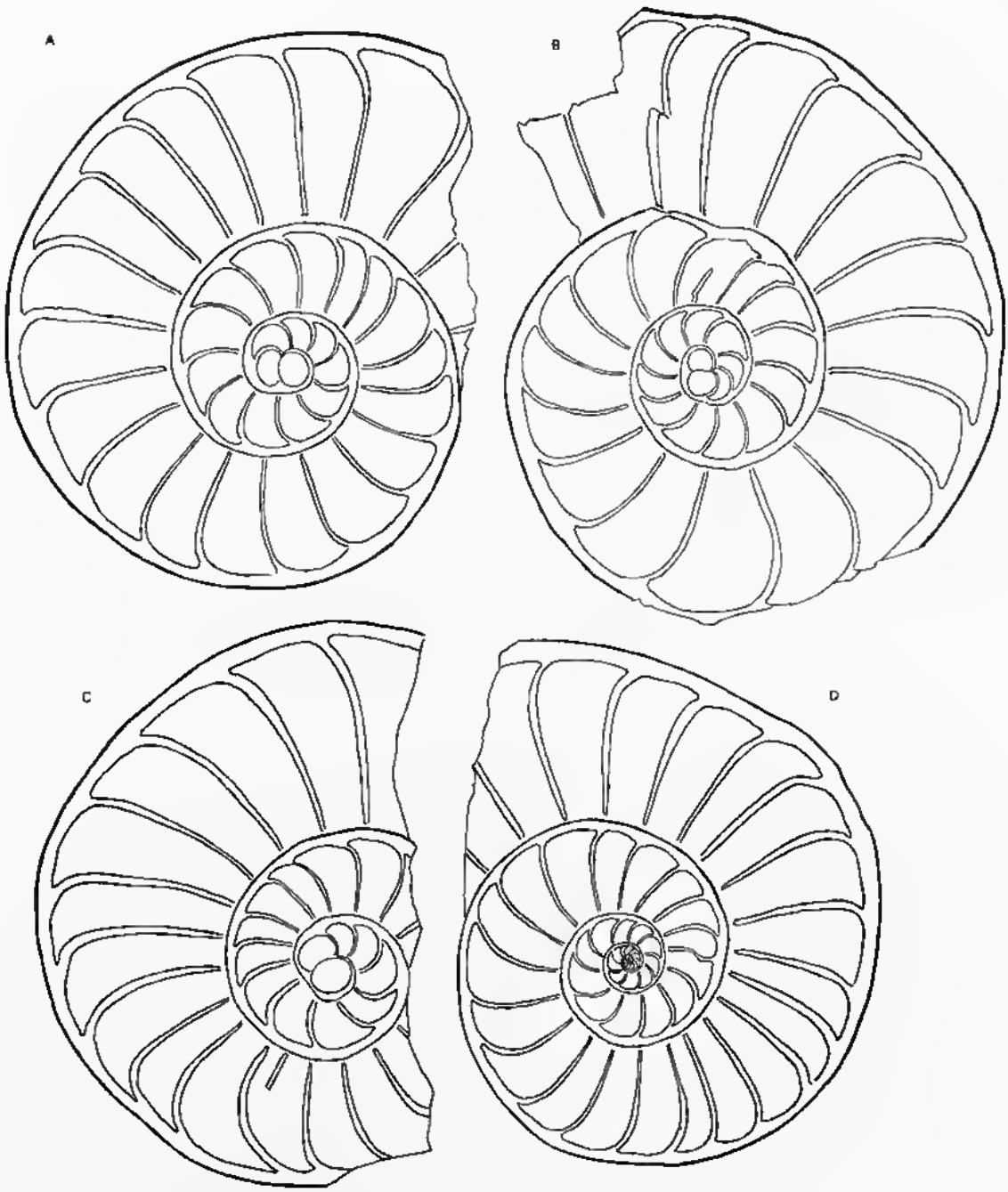


Fig. 34. — *Operculina alpina* Douvillé, coupes équatoriales, × 20. Topotypes du Calvaire de Thônes, Savoie, Priabonien. A-C = formes mégalosphériques ; D = forme microsphérique.

les échantillons suivants : 669, 673, 678, 679, 694. Il faudra, du reste, étudier d'urgence le passage d'*O. schwageri* à *O. alpina* dans des coupes continues du Biarritzien au Priabonien dans l'espoir de pouvoir contribuer à la définition de la limite entre ces deux étages au moyen de l'évolution de ce rameau phylétique d'operculines.

Source : MNHN, Paris

Groupe d'*Operculina ammonoides* (Gronovius)

La morphologie des formes appartenant à ce groupe est caractérisée par un stade juvénile à septes falciformes relativement long et par des mégalosphères relativement petites. Par conséquent, le dimorphisme reste faible. Le test est caractérisé en outre par l'absence de trabécules, la présence de piliers interseptaux et la variabilité frappante dans la disposition involute ou évolute des loges planispiralées. L'allure de la spire, assilinoïde dans les formes involutes et operculinoïde dans les formes évolutes, est plus variable que dans les autres groupes d'operculines à l'exception peut-être des *Ranikothalia*.

L'ornementation du test est aussi particulièrement variable. Les formes involutes peuvent être lisses, à sutures septales à peine épaissies, sans granulations. Les piliers interseptaux y ont un diamètre très petit et ne forment pas de relief. Souvent, on ne peut les reconnaître qu'en section tangentielle (pl. 14A, C). Les formes évolutes peuvent être épaisses et massivement ornées par de gros granules sur les septes et dans la zone axiale de la coquille. Le dessin de l'ornementation est celui du type « collier » et rappelle par sa variabilité aussi le type d'ornementation des espèces des groupes d'*O. alpina*. Dans les formes évolutes et plates que l'on trouve dans la partie intérieure de la zone de répartition écologique, entre 60 et 100 m de profondeur, l'ornementation sur les septes est réduite au profit des piliers interseptaux qui deviennent plus grands et prennent un relief distinct (pl. 14A).

La base des septes est toujours radiale. La courbure marginale vers l'arrière affecte le septum entier dans les tours juvéniles. Il en résulte l'allure falciforme des septes situés dans les premiers tours. Le rayon de la courbure marginale se raccourcit dans les stades adultes. La partie proximale du septum y devient droite et radiale. La fin de la croissance s'annonce par une faible inclinaison en arrière des parties proximales des septes. Dans la plupart des coquilles fossiles, ce stade sénile est décortiqué. Au cours de l'évolution de ce groupe, le stade juvénile à septes falciformes est réduit peu à peu, mais il est toujours difficile de délimiter exactement les stades ontogénétiques qui ne se prêtent guère à une analyse quantitative.

Quant aux mégalosphères, leur diamètre n'augmente que très lentement au cours de l'évolution. Les mesures statistiques de l'appareil embryonnaire effectuées par Van der Vlerk et Bannink (1969) et par Van der Vlerk et al. (1972) ne nous apportent pas de renseignements précis sur la phylogénèse qui soient commensurables avec les données typologiques présentées ici.

A l'état actuel des connaissances, il est difficile de déceler l'histoire phylogénétique de ce groupe, puisqu'il faudrait réunir un matériel provenant des différents types de faciès à chaque horizon stratigraphique pour saisir l'entière variabilité des espèces successives. Les formes du Plio-Pléistocène à ma disposition, provenant des Iles de la Sonde, et les formes figurées par Cole (1954) ne se distinguent guère des *O. ammonoides* récentes.

Pendant le Miocène moyen et supérieur, les mers tropicales étaient peuplées d'une forme très voisine et difficile à séparer des formes récentes. Elles s'en distinguent cependant suffisamment par les tours internes, plus serrés, à septes moins espacés et falciformes pendant un stade plus long, pour justifier une espèce particulière, *O. bikiniensis*, dont la variabilité des formes involutes ou évolutes, ornées plus ou moins lourdement, serait analogue à celle des *O. ammonoides* récentes. Les *O. bikiniensis* à ma disposition sont mal datées. Il est difficile d'en tirer des renseignements très précis quant à leur répartition stratigraphique qui doit correspondre plus ou moins au Miocène moyen et supérieur.

Le Miocène inférieur des Iles de la Sonde m'a fourni une espèce nouvelle pour laquelle je n'introduis pas encore un nom nouveau. Caractérisée par sa petite taille et par un proloculus minuscule dont le diamètre ne dépasse guère celui des formes microsphériques récentes, elle pourrait signaler l'existence de formes primitives marquant le « départ » phylogénétique de ce groupe au Miocène inférieur, avant que les derniers représentants operculiniformes du Paléogène aient disparus entièrement.

Source : MNHN, Paris

Operculina n. sp. 1.
(Texte, figs. 35S, T).

Diagnose : Operculine plate, lisse, avec les caractères du groupe, de petite taille, ne dépassant guère 1,5 mm de diamètre. Septes radiaires dans les tours externes seulement. Il y a 15 — 18 loges par tour atteignant 1 mm de rayon. Le stade juvénile à septes falciformes dure très longtemps, jusqu'au moment où la coquille atteint un rayon de 0,5-0,75 mm de diamètre. Le proloculus est très petit, à peine plus grand que les microsphères des *O. ammonoides* actuelles. Par conséquent, les premiers tours de spire sont serrés. Les septes juvéniles s'y resserrent. L'allure de la spire juvénile est cependant différente de celle des *O. ammonoides* microsphériques où la spire s'ouvre plus vite. Les septes falciformes juvéniles y sont plus espacés.

Le matériel à ma disposition ne provient que d'une seule localité représentant un faciès marneux assez profond. La morphologie des coquilles qui dépend du faciès est trop homogène pour que l'on puisse juger de la variabilité de l'espèce. C'est pourquoi je n'introduis pas de nom nouveau pour ces formes nouvelles. Le matériel suffit cependant pour se faire une idée des operculines primitives d'où part la lignée évolutive des formes récentes.

Répartition : « Orbitoiden-Kalk » de Java, Iles de la Sonde. Tertiaire f 1-2, Miocène inférieur.

Operculina bikiniensis (Cole), 1954.
(Pl. 14, figs. 10-14 ; texte, figs. 35E-R).

1954. — *Operculinoides bikiniensis* Cole, S. W., p. 574 ; pl. 204, figs. 19-23.
1957. — *Operculinoides bikiniensis* Cole, S. W., p. 755.

Synonymie : Nous utilisons ici le nom *O. bikiniensis* introduit par Cole en 1954 pour des formes involutes du Pacifique central, comme désignation spécifique pour tous les prédécesseurs miocènes d'*O. ammonoides*, indépendamment du fait qu'ils soient involutes ou évolutes. On ne peut exclure qu'*O. bikiniensis* soit identique à *O. javana* Verbeek, 1896 provenant du Miocène supérieur des Iles de la Sonde et représentant les formes évolutes. Quoiqu'il en soit, *O. javana* est trop sommairement décrite, pour que l'on puisse la reconnaître avec certitude et il serait très difficile d'en retrouver des topotypes à Java. Son nom n'a été utilisé qu'exceptionnellement de sorte que je ne vois pas de nécessité d'insister sur sa priorité. La forme miocène figurée par Verbeek et Fennema (1896, pl. 9, fig. 130-131) sous le nom *O. granulosa* var. *niasi* pourrait également correspondre à *O. bikiniensis* tandis que les formes récentes (figs. 128, 129) de cette variété sont identiques à *O. ammonoides*.

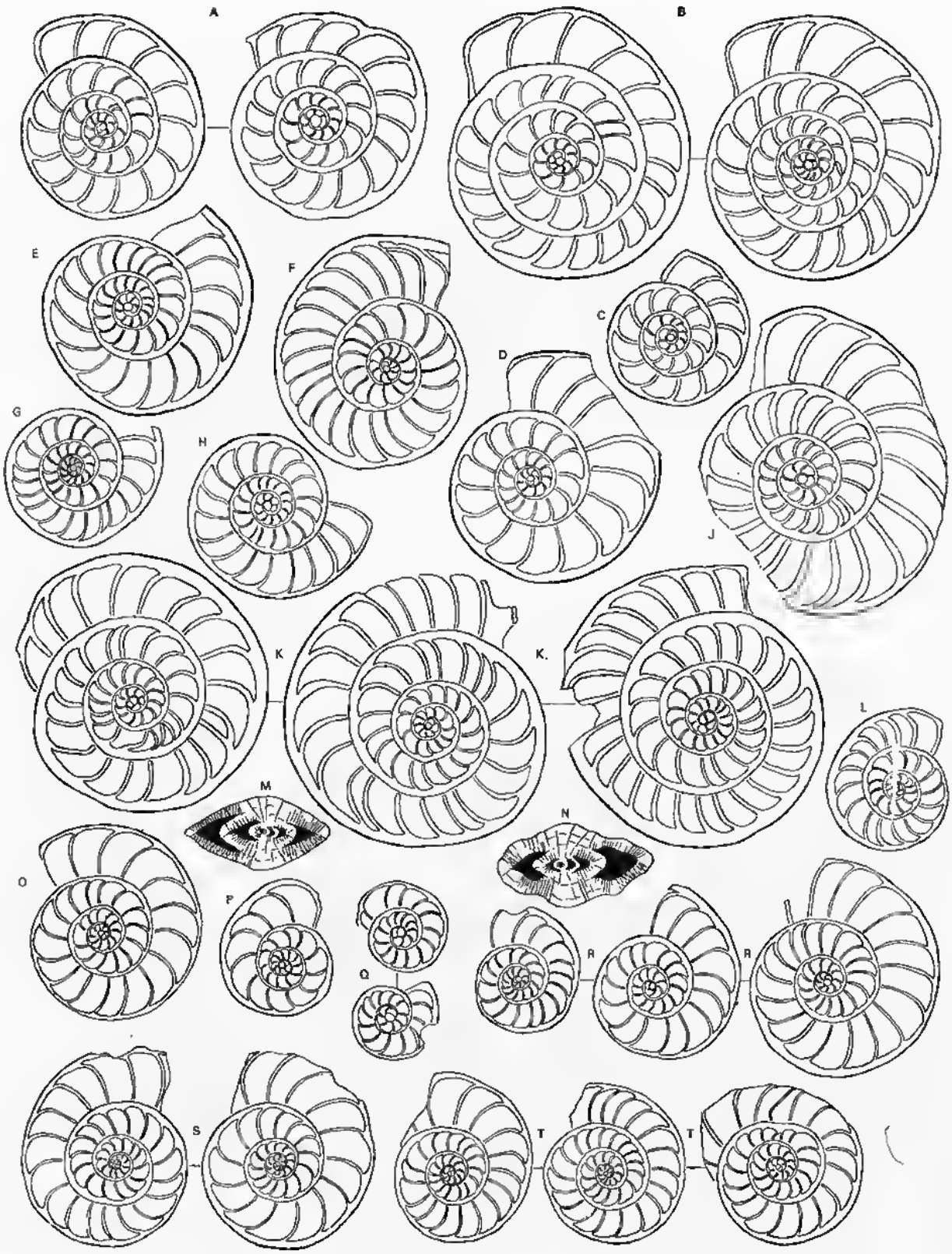
Diagnose : *O. bikiniensis* se distingue des formes involutes d'*O. ammonoides* par ses tours internes plus serrés à septes moins espacés. Les formes lourdement ornées, involutes ont des septes particulièrement épais. Diamètre de la mégalosphère 50 — 80 µm. Le tour atteignant 1 mm de rayon se compose de 17 — 20 (moyenne 19) loges.

Répartition : Miocène supérieur du Pacifique central et de l'Océan Indien. Détails : voir liste synonymique et explication des figures.

Operculina ammonoides (Gronovius), 1781.
(Pl. 2, figs. A, B ; pl. 3, figs. B-F ; pl. 4-7 ; pl. 12 ; pl. 13, fig. B ; pl. 14, figs. 1-4, 7-9 ; texte, figs. 35A-D, 36).

1781. — *Nautilus ammonoides* Gronovius, L. T., p. 282 ; pl. 19, figs. 5-6.
1832. — *Operculina gaymardi* d'Orbigny in Deshayes, G. P., p. 667.
1852. — *Operculina arabica* Carter, H. J., p. 168 ; pl. 4, figs. 1-8.
1862. — *Operculina complanata* (Defrance). Carpenter, M., p. 247 ; texte, figs. 39-44 ; pl. 18, figs. 1-3.
1880. — *Operculina complanata* (Defrance). Möbius, K., p. 104, avec synonymie.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

1884. — *Operculina complanata* (Defrance). Brady, H., p. 743 ; pl. 112, figs. 3-5, 8.
1884. — *Operculina complanata* (Defrance) var. *granulosa* Leymerie. Brady, H., p. 743 ; pl. 112, 6gs. 6, 7, 9, 10.
non 1884. — *Operculina ammonoides* (Gronovius). Brady, H., p. 745 ; pl. 112, fig. 1.
1884. — *Nummulites cummingii* (Carpenter). Brady, H., p. 749 ; pl. 112, 6gs. 11-13.
1896. — *Operculina granulosa* Leymerie var. *niasi* Verbeek, R. et Fennema, R., p. 1158 ; pl. 9, figs. 128-129 (*pars*).
1904. — *Operculina madagascariensis* d'Orbigny in Fornasini, C., p. 395 ; pl. 14, fig. 3.
1914. — *Operculina complanata* (Defrance). Cushman, J. A., p. 3fi.
1921. — *Operculina bartschi* Cushman, J. A., p. 376 ; texte, fig. 13.
1921. — *Operculina bartschi ornata* Cushman, J. A., p. 378 ; pl. 74, fig. 2.
1921. — *Operculina bartschi plana* Cushmsn, J. A., p. 377 ; texte, fig. 14.
1921. — *Operculina philippinensis* Cushman, J. A., p. 379 ; texte, fig. 15.
1921. — *Operculina discoidalis* d'Orbigny var. *involuta* Cushman, J. A., p. 380 ; texte, fig. 16.
1927. — *Operculina complanota* (Defrance). Hofker, J., p. 61 ; pl. 31 ; pl. 32, figs. 1-9 ; pl. 33.
1939. — *Operculina ammonoides* (Gronovius). Hanzawa, S., p. 229 ; pl. 15, figs. 1-5 ; pl. 16, figs. 3-7.
1948. — *Operculina ammonoides* (Gronovius). Bannink, D. D., pl. 19, figs. 180-183 (*pars*).
1949. — *Operculina gaymardi* d'Orbigny. Said, R., p. 24 ; pl. 2, fig. 37.
1954. — *Operculinoides amplicuneata* Cole, W. S., p. 573 ; pl. 204, figs. 7-10, 16-18.
1954. — *Operculinoides rectilata* Cole, W. S., p. 575 ; pl. 204, figs. 11-15 ; pl. 205, figs. 15-17.
1954. — *Operculina ammonoides* (Gronovius). Cushman, J. A. ; Todd, R. et Post, R., p. 346 ; pl. 87, fig. 1.
1959. — *Operculina ammonoides* (Gronovius). Cole W. S., p. 356 ; pl. 28, figs. 1-11, 15 ; pl. 29, 6gs. 3-10, 12, 15 ; pl. 30, figs. 2-8.
1960. — *Operculina honzawai* Smout, A. et Eames, F., p. 110.
1960. — *Operculina ammonoides* (Cronovius). Nemkov, G. I., p. 79 ; figs. 1-16.
1961. — *Operculina ammonoides* (Gronovius). Colev, B. T., p. 119 ; pl. 2, figs. 5-9.
1961. — *Camerina ammonaides* (Gronovius), Cole, W. S., p. 118 ; pl. 14, figs. 1-17, 20, 24 ; pl. 15, figs. 2-11.
1962. — *Paleonummulites cumingii* (Carpenter). Eames et al., p. 50 ; pl. 1, figs. C-E.
1965. — *Operculina madagascariensis* d'Orbigny. Le Calvez, Y. ; pl. 15, fig. 6.
1965. — *Operculina moyottana* Le Calvez, Y., p. 168 ; pl. 15, fig. 7.
1965. — *Operculina granulosa* Leymerie. Le Calvez, Y., pl. 1fi, 6g. 2.
1968b. — *Nummulites complanatus* (Defrance). Hofker, J., p. 33 ; pl. 11, figs. 20-23 ; pl. 12, figs. 1-14.

Synonymie : La grande majorité des auteurs modernes ayant eu en main un matériel abondant d'operculines actuelles reconnaissent que l'espèce la plus répandue, *O. ammonoides*, est représentée à la fois par des formes involutes et évolutes. Vers la fin du siècle dernier cependant, les formes évolutes de cette espèce portaient le nom *O. complanata* dans les grandes monographies classiques de Carpenter (1862), de Möbius (1880) et de Brady (1884) tandis que le nom *ammanaides* était utilisé pour désigner un petit foraminifère, *Hyalinea baltica*, espèce attribuée par erreur aux operculines. Les formes involutes étaient appelées sous un autre nom spécifique. Or, les formes mégalosphériques

---

Fig. 35. — Operculines du groupe d'*O. ammonoides*. Formes mégalosphériques, coupes équatoriales si non indiqué autrement. × 20.

A-D : *O. ammonoides* (Gronovius). Formes involutes, épaisses. Elat, Mer Rouge (Gezîret Fara'oûn 71044, 45 m de profondeur). Récent.

E-H : *O. bikiniensis* (Cole). Sondage Santan 1, côte E de Kalimantan, Indonésie. Miocène supérieur.

J-N : *O. bikiniensis* (Cole). Djaing Langit, Bornéo du SE, Miocène moyen. M, N : coupes axiales.

O-R : *O. bikiniensis* (Cole). « Platencomplex » au sommet des couches de Rembang, Java orientale, Indonésie. Miocène moyen.

S-T : *O.* aff. *bikiniensis* (Cole) n. sp. 1. Partie inférieure de la « Formation à Orbitoides », couches de Rembang, Java orientale, Indonésie. Miocène inférieur-moyen.

Source : MNHN, Paris

de *Nummulites cummingii* (Carpenter) sont également involutes et furent confondues, par Brady en particulier, avec les variantes involutes de « *O. complanata* ».

Au commencement du vingtième siècle, Cushman (1921) s'est aperçu que la forme oligocène *O. complanata* (Defrance) était différente des operculines actuelles pour lesquelles il fallait trouver un nom particulier. En même temps, il essaya de différencier les variantes en les appelant séparément. La suite de la liste synonymique reflète les essais successifs ramenant les variantes de cette espèce sous une dénomination unique en utilisant des anciens noms, soit de Gronovius (*O. ammonoides*, 1781) soit un des noms synonymes de d'Orbigny (*O. gaymordi*, 1832 ou *O. madagascariensis*, 1904). Les photos des types de d'Orbigny, publiées sous forme de microfilms du « Fichier Alcide d'Orbigny » par M. Lys de l'Institut Français du Pétrole, permettent d'identifier les spécimens de d'Orbigny. Ils sont identiques à *O. ammonoides*.

Ici, les formes évolutes, plus ou moins ornées et les formes involutes, souvent lisses des operculines récentes sans trabécules sont considérées comme une seule espèce et appelées toutes *O. ammonoides*. Le matériel à ma disposition du Golfe d'Elat en particulier ne me permet pas de reconnaître une limite morphologique nette entre les formes mégalosphériques évolutes, profondes et les formes involutes caractérisant les biotopes plus lumineux entre 30 et 40 m de profondeur. Les formes microsphériques sont toutes évolutes. Elle ne se trouvent fréquemment qu'en profondeur (50 — 100 m). Je ne connais pas de formes microsphériques involutes. Pour ces deux raisons majeures, je me rallie au point de vue de Cole (1959) et Hofker (1968b) qui réunissent les formes involutes et évolutes dans une seule espèce. Or, chez les prédécesseurs plio-pléistocènes d'*O. ammonoides*, chez *O.* « *rectilata* », Cole (1954, pl. 205, figs. 15-16) a trouvé un exemplaire microsphérique involute. Soit chez les formes plio-pléistocènes la différenciation écologique des générations était moins accusée que chez les formes actuelles, soit cet exemplaire microsphérique est un premier indice indiquant que l'on pourra aussi trouver des formes microsphériques involutes parmi les *O. ammonoides* actuelles. Dans ce dernier cas, il est probable que l'on se trouve en face de deux espèces distinctes occupant des zones écologiques voisines. L'interprétation taxionomique cependant ne change rien au fait qu'il y ait une relation étroite entre la disposition involute ou évolute des coquilles et la profondeur de leur habitat.

Les complications de la synonymie spécifique d'*O. ammonoides* se répercutent dans la nomenclature générique, puisque les générotypes furent désignés d'une manière extrêmement malheureuse. Le fait que les formes mégalosphériques involutes d'*O. ammonoides* (qui, sous un nom spécifique erroné, *O. complanata*, était considérée comme type du genre *Operculina*) ont été confondues avec les formes mégalosphériques d'*O. cumingii* (type du genre *Operculinella*), a amené des difficultés, des incertitudes et des désaccords sur la conception et l'utilisation pratique des genres chez les foraminifères operculiniformes que nous espérons éliminer au moyen de cette révision générale des espèces.

Diagnose : Operculine évolute ou involute avec les caractères du groupe. Ornementation très variable. Les formes évolutes, plates, ont des mégalosphères d'un diamètre de 50 — 125 (moyenne 75) µm ou des microsphères d'un diamètre d'environ 20 µm. On compte 15 — 18 (moyenne 16) loges par tour atteignant 1 mm de rayon chez les formes A, 21 loges par tour atteignant 2 mm de rayon. Chez les formes involutes, toujours mégalosphériques, le diamètre du proloculus varie de 50 — 100 (moyenne 60) µm. Il y a 14 — 17 (moyenne 15) loges par tour atteignant 1 mm da rayon.

Répartition : Océan Indien, y compris la Mer Rouge, et Pacifique. Plio-Pléistocène à récent.

Operculines à septes plissés

Groupe d'*Operculina gomezi*

Ces operculines involutes sont citées souvent sous le nom générique d'*Operculinoides* ou d'*Operculinella*. On les reconnaît facilement de l'extérieur par leurs sutures du dernier tour arrivant au pilier central, dans l'axe du test, ce qui traduit la disposition planispiralée involute des loges. La coupe équatoriale ne fut figurée qu'exceptionnellement de sorte qu'il est impossible de distinguer les stades évolutifs successifs dans les descriptions antérieures. Quoique le contrôle stratigraphique de la lignée évo-

Source : MNHN, Paris

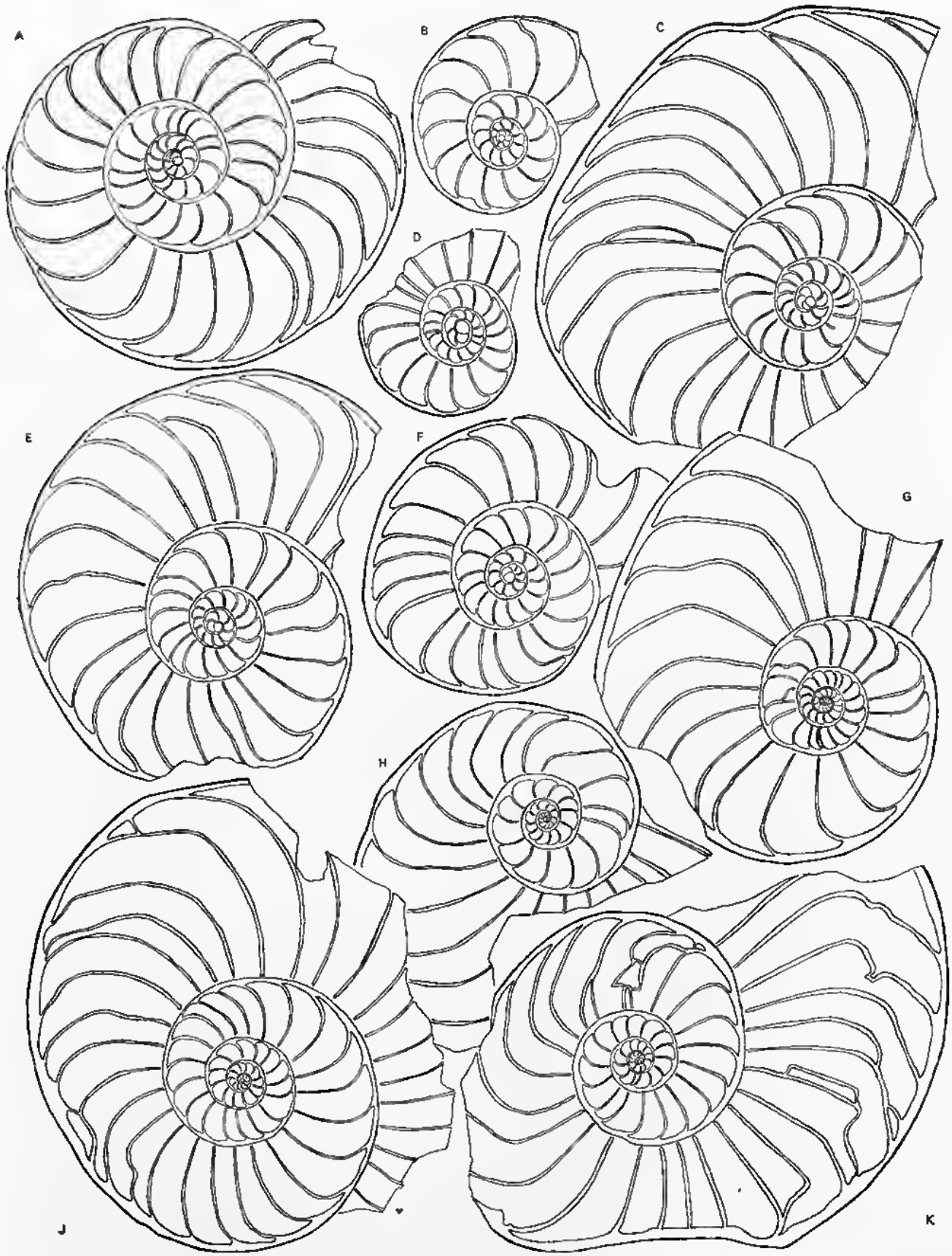


FIG. 36. — *Operculina ammonoides* (Gronovius). Coupes équatoriales de spécimens plats, à spire lâche. × 20. Mer Rouge, Elat (éch. 71021, 77 m de profondeur) et Geziret Fara'oûn (éch. 71016, 90 m, spécimens C, E). A-F : formes mégalosphériques ; G-K : formes microsphériques.

Source : MNHN, Paris

lutive présentée ici soit insuffisant encore, je me permets de scinder cette lignée en trois espèces successives du Lutétien au Priabonien en y ajoutant *O. aspensis*, forme à ornementation atypique, du Cuisien.

L'ornementation caractéristique de ce groupe consiste en un épaississement modéré de la zone suturale imperforée. La bordure de cette zone imperforée est mal définie et diffuse. Dans les coupes tangentielles, les contours de la partie imperforée de la paroi sont difficiles à suivre dans le détail, tantôt violemment tordus, tantôt flous. Entre les septes, une zone imperforée interseptale montre des caractéristiques analogues. Il n'y a pas de piliers interseptaux individualisés mais plutôt une zone irrégulière, mal délimitée où les pores sont nettement plus espacés que dans la paroi latérale ordinaire. La zone imperforée interseptale ne fait que rarement un relief ornemental sur la coquille. On l'aperçoit cependant sur les surfaces par une différence de couleur du test immergé dans l'eau et dans les coupes tangentielles (voir texte, fig. 4B, p. 21).

Dans les tours externes, la spire devient lâche et latéralement comprimée. La coquille y est particulièrement fragile ce qui conduit à des régénérations fréquentes, souvent répétées des stades adultes du test (Vitalis 1963).

En même temps, le septum commence à onduler. Au lieu de former un arc simple comme dans les premiers stades de l'ontogénèse (et de la phylogénèse !), il est recourbé plusieurs fois en arrière, à des intervalles irréguliers. Le « septal flap » cependant est plissé en avant. Les canaux suturaux non bifurqués s'inclinent en avant et sortent souvent, en traversant obliquement la paroi latérale, dans la zone imperforée interseptale. Plus rarement, des canaux suturaux se transforment en canal latéral secondaire en rejoignant le canal latéral primaire du septum suivant. A l'endroit où une prolongation alaire du septum croise le tour précédent, un seul canal sutural est transformé en canal de communication directe entre le canal latéral alaire du tour externe avec le plexus du système intraseptal et marginal du tour sous-jacent. C'est un cas analogue à celui des nummulites (texte, fig. 9D, trx) où la communication latérale entre des tours superposés est réalisée au moyen de trabécules transformées. Il est intéressant d'observer dans ce groupe un essai indépendant de construction de septes secondaires comme l'on en trouvera chez « *O.* » *complanata* et d'une façon générale, chez les hétérostégines. Dans les faunes d'Espagne, les septes secondaires apparaissent en nombre très inégal chez les spécimens d'une même taphocoenose. C'est pourquoi je considère la présence ou l'absence de cet élément morphologique comme un phénomène de variabilité intraspécifique qui ne justifie pas de désignations génériques particulières (« *Anastegina* » Vitalis, 1966). Par contre, cette variabilité des éléments structuraux est particulière pour ce groupe d'operculines involutes et pour le groupe voisin des « *O.* » *complanata* évolutes tandis que dans le genre *Heterostegina* la formation des septes secondaires est obligatoire et leur fréquence (par loge) est fixée génétiquement.

En Amérique, plusieurs formes operculinoïdes involutes ont été décrites ou mentionnées (Cushman 1921b, voir aussi Caudri, 1975, p. 540-542 et ses listes de synonymie). Il faudra faire une étude particulière pour étudier les questions de synonymie qui pourraient se poser surtout pour les espèces de l'Éocène supérieur. Dans la plupart des cas, l'on ne peut décider d'après les données publiées si les piliers ornementaux interseptaux sont présents ou absents, si la disposition des canaux est analogue ou différente, quelles sont les mesures de l'appareil embryonnaire et les limites de la variabilité spécifique. Je suppose qu'il y a au moins deux groupes d'operculines involutes en Amérique. Un des groupes (dont *O. cookei* Cushman, 1921b) paraît assez similaire à celui de la Téthys, l'autre, avec parois et septes beaucoup plus épais et avec une allure de la spire bien différente (*O. ocalana* Cushman, 1921b), n'a sans doute pas de représentants de ce côté-ci de l'Atlantique.

Les représentants du groupe *O. gomezi* accompagnent les *O. alpina* et leurs alliés dans les faciès marneux à operculines, souvent aussi à bryozoaires. Les deux groupes évoluent parallèlement mais les étapes de leur transformation morphologique ne sont pas synchrones. Ainsi, l'on peut trouver les *O. rosellí* et les *O. gomezi* successives en compagnie d'*O. schwageri*, tandis que les *O. alpina* n'apparaissent que plus tardivement. Une investigation systématique de la répartition des operculines dans des coupes continues nous fournira sans doute un moyen puissant et important pour la subdivision et la délimitation du Biarritzien et du Priabonien au moyen d'une biozonation étroite basée sur l'évolution de ces deux groupes parallèles.

Source : MNHN, Paris

Operculina aspensis Colom, 1954.
(Texte, figs. 37O-V).

1954. — *O. aspensis* Colom, G., p. 183 ; pl. 10, figs. 6-8.

Diagnose émendée : Operculine lenticulaire minuscule dont le diamètre ne dépasse pas 2,5 mm. Ornementation atypique pour le groupe, à granules sur les septes, avec un bouton central dans l'axe du test. Le cordon marginal n'est visible qu'à la périphérie du dernier tour. Les figures originales et la diagnose donnent une bonne impression de l'aspect externe de cette espèce. Le matériel un peu comprimé par la compaction du sédiment marneux encaissant ne permet cependant pas de juger si les loges sont vraiment évolutes ou si les prolongations alaires des loges ont été comprimées.

La coupe équatoriale permet de mesurer le diamètre de la mégalosphère (20 — 50 µm). Dans le stade juvénile comprenant 2 à 3 tours de spire, les septes sont rapprochés, falciformes, inclinés en arrière. On en compte entre 15 et 19 par tour atteignant un rayon de 0,5 mm. Les loges externes à septes plus espacés ont la tendance à devenir isométriques. Les formes microsphériques sont inconnues jusqu'à présent.

Rapports et différences : *O. aspensis* se distingue de toutes les autres operculines par sa petite taille et par ses tours serrés à septes nombreux. Quoique son ornementation et l'allure de ses septes adultes la rapprochent des operculines du groupe *O. alpina* (Colom, 1954, la compare à *O. mariannensis*), j'associe cette espèce, provisoirement au moins, au groupe d'*O. gomezi*. L'allure de la spire juvénile et des septes falciformes, inclinés en arrière la rapprochent étroitement d'*O. bericensis* du Lutétien. Un deuxième argument pour l'associer au groupe d'*O. gomezi* découle du fait que, à son niveau stratigraphique, au Cuisien, il existe déjà un représentant du groupe *O. alpina*, *O. karreri*, dont les tours externes et internes sont beaucoup plus caractéristiques pour le groupe d'*O. alpina*.

Répartition : Je n'ai rencontré *O. aspensis* que dans un échantillon de la collection Colom provenant d'Aspe 1 (localité type dans la subbétique des Cordillières bétiques, Espagne méridionale) où elle est associée à *O. karreri* et « *Assilina* » *placentula* indiquant un âge Éocène inférieur. Ailleurs, dans les faciès marneux analogues du Cuisien, elle a du passer inaperçue à cause de sa petite taille et de sa forme lenticulaire épaisse qui la fait confondre facilement avec des petits loraminifères rotaliformes.

Operculina bericensis (Oppenheim), 1896.
(Texte, figs. 37D-N).

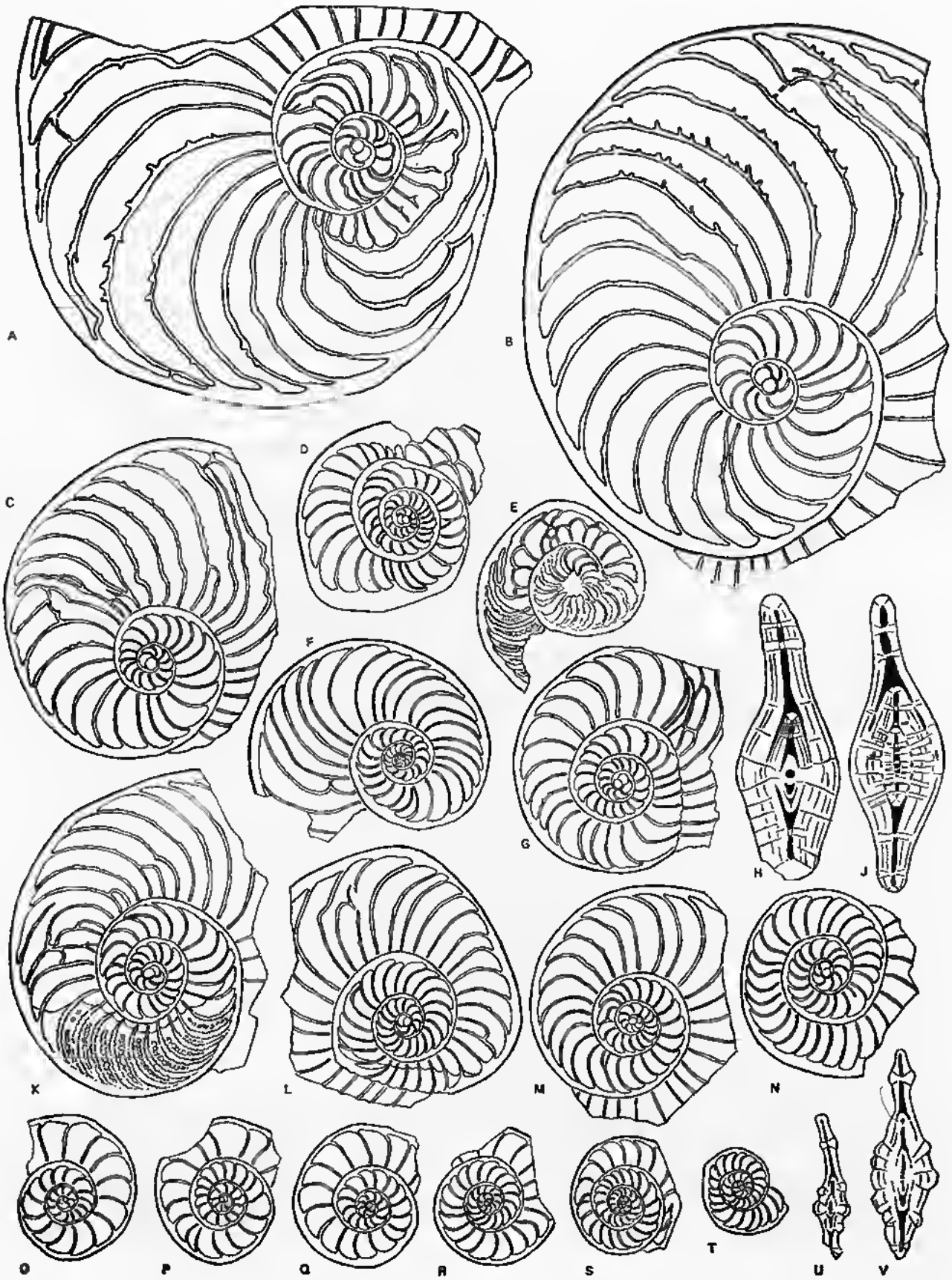
1896. — *O. bericensis* Oppenheim, P., p. 37 ; pl. 5, fig. 14.
1957a. — *Operculinoides saipanensis* Cole, S. W., p. 331 ; pl. 102, figs. 15-16.
1957b. — *Operculinoides saipanensis* Cole. Cole, S. W., p. 755 ; pl. 232, figs. 7-14.

Il me paraît opportun de remettre ce nom longtemps oublié en usage pour désigner le représentant lutétien de ce groupe. Les formes des Colli Berici (Italie septentrionale) à ma disposition proviennent de Mossano, de la localité San Pancrazio (voir J. Schweighauser 1953, p. 13, fig. 2).

La description de l'aspect externe des types correspond exactement au matériel provenant de San Pancrazio, Mossano. Si les indications d'âge données par Oppenheim (1896) pour *O. bericensis* (horizon de San Giovanni Ilarione, Lutétien) sont correctes, les formes de San Pancrazio, lutétiennes aussi, proviendraient du même horizon local et seraient à considérer comme des topotypes.

Tentativement, les formes pacifiques, éocènes décrites par Cole (1957a, b) sont mises en synonymie ici avec *O. bericensis* puisque leur morphologie est analogue à celle des formes européennes. L'état de connaissances sur la biostratigraphie éocène du Pacifique central n'est pas encore suffisamment bien établi pour que l'on puisse affirmer une différence significative dans la répartition stratigraphique de l'espèce en Europe (Éocène moyen) et au Pacifique central (Éocène supérieur selon Cole, 1957).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Diagnose émendée : Operculine involute de petite taille atteignant un diamètre de 3-5 mm. Ornementation caractéristique du groupe. Sutures élevées, formant des côtes. Le bouton axial ne forme qu'un relief très faible. Les formes A, caractérisées par une mégalosphère de petite taille (60 — 80 µm de diamètre), ont un stade juvénile mal délimité de 2-3 tours serrés où les septes falciformes sont rapprochés et inclinés en arrière. On en compte 18 — 20 par tour atteignant 0,5 mm de diamètre chez la forme A, 16 chez la forme B.

Au stade adulte, la spire s'ouvre plus rapidement, plus vite chez la forme B que chez la forme A. Les septes y sont toujours rapprochés et falciformes mais leur partie proximale devient de plus en plus radiaire. Par comparaison aux représentants plus évolués de ce groupe, l'allure des septes adultes est régulière. Les septes ne sont que rarement ondulés mais si les tours externes, fragiles sont régénérés, des structures du type « *Operculinella laxata* » Vitalis (1966) peuvent être réalisées (texte, fig. 37E).

Rapports et différences : *O. bericensis* se distingue d'*O. aspensis* par son ornementation moins granulée, tout à fait caractéristique du groupe, et par sa taille plus grande. Dans les tours adultes, les septes sont plus longs et plus rapprochés les uns des autres. *O. bericensis* se distingue des formes plus évoluées de son groupe par sa taille plus petite, sa spire plus serrée et par l'allure plus régulière des septes dans les tours adultes. Le « septal flap » est à peine plissé, des septes secondaires n'ont pas été observés. « *Operculinoides* » *soldadensis* Vaughan et Cole, 1941 a des tours internes plus lâches.

Répartition : Lutétien des Colli Berici (Italie septentrionale).

Operculina roselli n. sp.
(Texte, figs. 4 B, 37A-C).

Holotype : Exemplaire mégalosphérique, texte, fig. 37B.

Localité type : Bassin d'Igualada, Lerida, Espagne septentrionale. Au km 56,1 sur la route Igualada-Valls.

Niveau type : Couches d'Igualada, Formation de Sta. Maria (voir Ferrer 1971, tabl. h. t. 6). Partie supérieure de l'Éocène moyen (Biarritzien).

Dérivation du nom : En honneur de M. le Prof. Juan Rosell, stratigraphe à l'université autonome de Barcelone.

Synonymie :

1964. — *O. canalifera gomezi* Colom et Bauzá ; Hottinger, L., p. 1022 ; pl. 6, fig. 3.
1971. — *O. canalifera gomezi* Colom et Bauzá ; Ferrer, J., p. 35 ; texte, fig. 19.

Diagnose : Operculine involute de taille moyenne atteignant 6-8 mm de diamètre. Ornementation selon les caractères du groupe, à faible relief ou lisse (voir Ferrer 1971, texte, fig. 19). Spire lâche dès le premier tour. Diamètre de la mégalosphère 175 — 125 µm. Un tour juvénile atteignant 1 mm de diamètre compte 17 — 19 loges. Stade adulte à septes rapprochés et modérément ondulés. Les plis du septal flap sont peu nombreux et bas. Leur hauteur correspond en moyenne à l'épaisseur du septum primaire. Formes microsphériques avec une spire un peu plus lâche. L'allure des septes du stade adulte y est pareille à celles des formes A.

Rapports et différences : *O. roselli* se distingue d'*O. gomezi* par sa taille plus petite, sa spire

---

Fig. 37. — Operculines involutes du groupe *O. gomezi*. × 20.

A-C : *Operculina roselli* n. sp., formes mégalosphériques, coupes équatoriales. Igualada, Espagne septentrionale. Localité et niveau type. Biarritzien. B = holotype.

D-N : *Operculina bericensis* Oppenheim. Formes mégalosphériques, coupes équatoriales si non indiqué autrement. Mossano, Italie septentrionale ; San Pancrazio (voir Schweighauser, 1953). Lutétien. E = coupe oblique montrant un tour externe régénéré du type « Operculinella laxata ». F = forme microsphérique, incomplète. H = coupe axiale. J = coupe transverse.

O-V : *Operculina aspensis* Colom. Formes mégalosphériques. Aspe, niveau 1, prov. d'Alicante, Espagne méridionale. Localité type. Cuisien. O-T = coupes équatoriales. U = coupe axiale. V = coupe axiale mal centrée.

Source : MNHN, Paris

plus lâche, ses septes plus rapprochés dans le stade adulte surtout, et par une variabilité moins importante. Ce dernier point cependant pourrait découler du fait que le matériel à ma disposition provient d'un faciès uniforme, marneux, à operculines et orbitoïdides où les nummulites sont rares ou absentes, tandis que les formes priaboniennes proviennent de localités à faciès divers.

Répartition : Dans toutes les marnes à operculines biarritziennes du bassin sud-pyrénéen et dans la coupe de Mossano (Colli Berici, Italie septentrionale, voir Schweighauser, 1953).

Operculina gomezi Colom et Bauzá, 1950.
(Texte, figs. 38A-F).

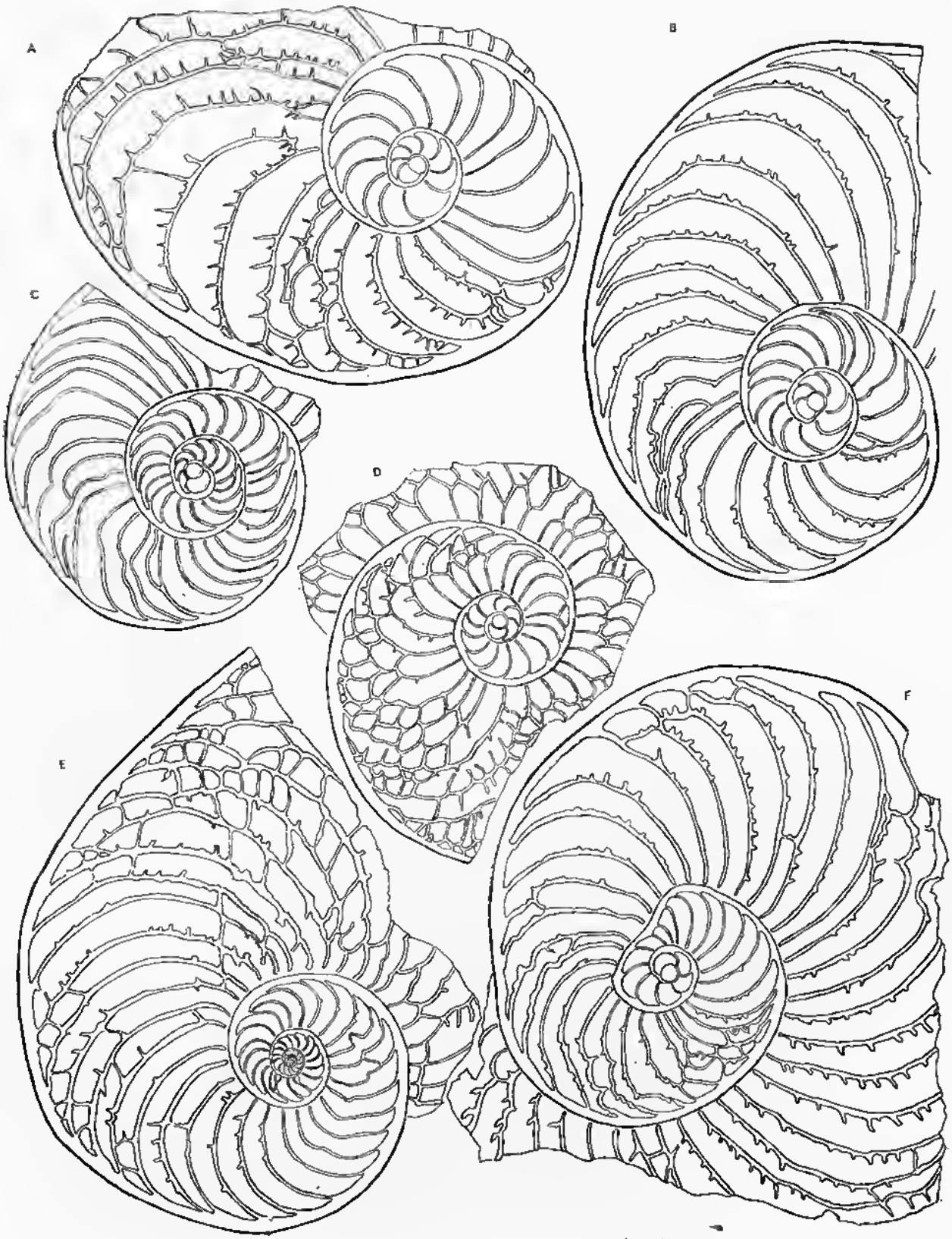
? 1866. — *Operculino thracensis* d'Archiac, A., p. 221 ; pl. 9, fig. 6.
1927. — *Nummulina* (?) *operculiniformis* Tellini. Rozlosnik, P., p. 148 ; texte, fig. 42.
? 1932. — *Operculina pacifica* Whipple, G. L., p. 83 ; pl. 20, figs. 1, 8.
1934. — *Operculinella operculiniformis* (Tellini) var. *hungarica* Rozlosnik, P., p. 49 ; texte, figs. 1-4.
1950. — *Operculina canalifera gomezi* Colom, G. et Bauzá, J., p. 219 ; pl. 17, figs. 1-3 ; texte, figs. 1, 2.
1961. — *Heterostegina heterostegina* (Silvestri). Roveda, V., p. 206 ; pl. 16, figs. 6-7 ; pl. 18, fig. 9.
1963. — *Operculinoïdes nassauensis* Cole. Bieda, F., p. 105 ; pl. 16, figs. 6, 7, 9-11.
1963. — *Operculinoïdes vaughani* (Cushman). Bieda, F., p. 105 ; pl. 16, figs. 5-8, 12, 13.
1964. — *Heterostegina* aff. *heterostegina* (Silvestri). Hottinger, L., p. 1022 ; pl. 6, fig. 2.
1966. — *Operculinella vaughani* (Cushman). Vitalis-Zilahy, L., p. 222 ; pl. 5, figs. 1-8.
1966. — *Operculinella transita* Vitalis-Zilahy, L., p. 223 ; pl. 1, fig. 6 ; pl. 2, figs. 4, 6, 8.
1966. — *Operculinella anasteginoïdes* Vitalis-Zilahy, L., p. 225 ; pl. 6, figs. 1-9.
1966. — *Operculinella laxata* Vitalis-Zilahy, L., p. 224 ; pl. 3, figs. 1-12 ; pl. 4, figs. 1-14 ; pl. 5, figs. 1-16.
1966. — *Anastegino strigoniensis* Vitalis-Zilahy, L., p. 226 ; pl. 6, figs. 10, 12.
1967. — *Operculinoïdes nassauensis* Cole. Köhler, E., p. 54 ; pl. 9, figs. 1-5.
1967. — *Operculinoïdes vaughani* (Cushman). Köhler, E., p. 56 ; pl. 9, figs. 6-8 ; pl. 10, figs. 1, 2.

Synonymie : Parmi les noms anciens disponibles pour le représentant priabonien de ce groupe, *O. thracensis* d'Archiac, 1866, est inutilisable puisque le type n'est pas conservé dans la collection d'Archiac à Paris et puisque la localité type est trop vaguement indiquée pour que l'on puisse la retrouver sans équivoque. *O. pacifica* Whipple, 1932 provient d'un conglomérat des Iles de Tonga (Pacifique). Son identité et son âge sont douteux. Ce nom ne fut jamais repris dans la littérature américaine ni européenne. Je pense qu'il serait inopportun d'insister dans ce cas sur la priorité. « *Operculinella* » *operculiniformis* (Tellini) var. *hungarica* Rozlosnik, sans doute identique à l'espèce définie ici, est désignée d'un nom occupé par *O. hungarica* Hantken, 1868. *Operculina gomezi*, dont l'aspect externe fut très bien figuré par Colom et Bauzá (1950) montre en coupe équatoriale les caractéristiques internes des formes priaboniennes dans un spécimen de la collection de Colom provenant de San Cristofol, province de Lerida, Espagne septentrionale (texte, fig. 38F).

Fig. 38. — *Operculina gomezi* Colom et Bauzá. Coupes équatoriales, × 20.

A : Forme mégalosphérique. Benidorm, Alicante, Espagne méridionale. Oligocène.
B : Forme mégalosphérique. Flanc N Djebel Oulad Touidjer, Maroc septentrional. A. Senn, coupe 286, voir Brönnimann 1940, p. 5, fig. 2, Oligocène.
C : Forme mégalosphérique de la variété à spire serrée. Vallée de Basra, Maroc septentrional. A. Senn, coupe 302 B, voir Brönnimann 1940, p. 5, fig. 2. Priabonien.
D : Forme mégalosphérique à nombreux septes secondaires du type « *Anastegina* ». Marnes de Gurb près Vich, Catalogne (niveau D, voir Reguant, 1967, p. 104). Biarritzien supérieur.
E : Forme microsphérique, provenance comme la précédente.
F : Forme mégalosphérique. Type de la collection Colom provenant de S. Cristobal, prov. de Lerida, Espagne septentrionale.

Source : MNHN, Paris



P'BL.DU
MUSEUM
PARIS

Source : MNHN, Paris

Operculina vaughani Cushman, 1921b n'est pas identique à *O. gomezi* émendée ici. L'allure de sa spire est différente et les septes sont beaucoup plus espacés dans la forme américaine. *O. nassauensis*, quoique d'une allure comparable à la variété à spire étroite définie ici, est plus petite et possède une spire plus serrée et des septes plus espacés que les formes européennes.

Diagnose émendée : Operculine involute avec les caractères ornementaux du groupe, caractérisée par sa taille moyenne atteignant 1 cm de diamètre si la coquille est complète. La spire est lâche dès le premier tour. Le diamètre de la mégalosphère du type figuré texte, fig. 49F mesure 150 µm ce qui correspond à la moyenne de la variabilité spécifique (125-175 µm). On compte 12-15 loges juvéniles dans un tour atteignant 1 mm de diamètre.

Il y a une variété à spire plus serrée et à septes plus rapprochés (texte, fig. 38C) où le nombre des loges juvéniles monte jusqu'à 20 par tour. Cette variante à spire serrée est caractérisée en outre par la régularité relative des septes externes, adultes. Elle correspond sans doute aux spécimens appelés « *O. nassauensis* » par Köhler (1967) dans les Carpathes. Je suppose qu'il s'agit d'une variante écologique.

Les formes à spire plus lâche correspondant au type de Colom montrent un stade irrégulier à septes souvent ondulés, « anasteginoïdes » (Vitalis 1966, ici texte, fig. 38D). Les plis du « septal flap » sont hauts et touchent quelquefois le toit de la loge. Ils sont disposés souvent en alignement d'une loge à l'autre si l'ondulation des septes est modérée. Les formes microsphériques ne se distinguent des formes mégalosphériques que par l'ouverture plus rapide de la spire ce qui mène à des irrégularités croissantes dans les longs septes externes.

Répartition : *O. gomezi* est répandue dans les faciés marneux à operculines du Priabonien et de l'Oligocène. On la trouve en Italie du Nord, notamment à Priabona, en Espagne méridionale (Subbétique des Cordillières bétiques) et au Maroc septentrional (Nappes prérifaine et de Ouezzane). On la connaît en outre en Hongrie et dans les Carpathes. Sur la bordure méridionale des Pyrénées orientales elle apparaît déjà au sommet de l'Éocène moyen en compagnie d'*O. schwageri*, par exemple dans les « marnes de Gurb », Bassin de Vich, niveau D (Reguant, 1968, p. 104).

Groupe de *Planoperculina complanata*

Pour O. Cushman (1914), la notion *Operculina* correspondait aux descriptions détaillées des operculines récentes par Carpenter (1862) sous le nom spécifique *O. complanata*. Dans sa liste synonymique du genre *Operculina*, Cushman (1914, p. 36) désigna par conséquent *O. complanata* Defrance comme générotype. Plus tard (1921a, p. 373), Cushman s'est rendu compte que les operculines des mers actuelles et en particulier les variantes lisses et comprimées d'*O. ammonoides* n'appartenaient pas à l'espèce *O. complanata*. Il maintint pourtant sa désignation du générotype malgré qu'il n'ait apparemment jamais vu lui-même un exemplaire « fossile, de la région de Bordeaux », c'est-à-dire un topotype qui aurait précisé sa notion d'*O. complanata* sensu Defrance, 1822. Par conséquent, il est important de décrire ici plus amplement cette forme oligocène et de discuter ensuite (p. 139) les conséquences de la désignation du générotype par Cushman qui fut repris sans discussion par Ellis et Messina (1940) et par Loeblich et Tappan (1964) dans le « treatise ».

Le nom « *Lenticulites* » *complanata* désigne, selon les indications très sommaires de Defrance (1822), une operculine plate et lisse à spire lâche de l'Oligocène bordelais. Ces operculines se retrouvent assez souvent dans les collections anciennes des musées. Elles étaient récoltées dans les nombreuses marnières de la région bordelaise qui ont disparu au moment où les engrais artificiels ont remplacé les marnes pour fertiliser les champs.

En nous appuyant d'une part sur ces matériaux récoltés jadis et stockés dans les musées et d'autre part sur un gisement oligocène à faune particulièrement riche et complète en Israël, près de Ramleh, nous décrirons les représentants oligocènes de ce groupe sous un seul nom spécifique *P. complanata* s. l. Je n'ai pas assez de données biostratigraphiques détaillées à ma disposition pour subdiviser ce groupe en espèces successives dans le temps en analogie avec les autres groupes paléogènes. En outre, les prédécesseurs directs des *P. complanata* que l'on s'attendait à trouver au Priabonien, ne sont pas connus encore.

Source : MNHN, Paris

Ce groupe est décrit ici sous un nom générique nouveau, *Planoperculina*, défini plus loin, p. 141. Ce nom nouveau reflète les caractères particuliers de la structure que l'on observe chez les représentants de ce groupe : les plissements incomplets, latéraux du « septal flap » et les canaux suturaux obliques, dirigés en avant dans le sens de la croissance du test. Je n'ai pas trouvé de représentants du groupe *gomezi* suffisamment bien conservés pour y analyser en détail les canaux suturaux. C'est pourquoi le groupe *gomezi* est classé ici provisoirement dans le genre *Operculina*, quoique le plissement des septes dans ce groupe présente une analogie frappante avec celui des planoperculines.

En 1964 et 1966, j'avais suivi Henson (1948), Papp et Küpper (1954) et indirectement Roveda (1961) dans leur idée que l'intensité progressive des plissements du « septal flap » traduirait les étapes phylogénétiques d'une lignée unique et homogène. Aujourd'hui, je préfère séparer les formes involutes du type *O. gomezi* et les formes évolutes du type *P. complanata* en interprétant le plissement de leur « septal flap » comme une structure se développant indépendamment et parallèlement. L'intensité du plissement paraît liée en quelque sorte à la longueur du septum, peut-être aussi à la relation entre la hauteur et la largeur de la loge. Une telle dépendance entre un caractère de proportion du test et un caractère structural peut être observée chez les espèces du genre *Alveolina* (Hottinger 1963a, p. 305).

L'Océan Indien autour des Iles de la Sonde fournit une forme actuelle, *P. heterosteginaides* Hofker qui se rapproche beaucoup des formes oligocènes de ce groupe. Cette espèce est caractérisée par son plissement régulier mais incomplet du septal flap et par sa spire extrêmement lâche. Je ne sais pas si elle représente un descendant direct des formes oligocènes ou si la morphologie particulière de cette forme récente représente une analogie indépendante adaptée à un faciès relativement profond où la spire devient toujours extrêmement lâche (association écologique « *O. complanata*-petits foraminifères benthiques » définie par Chapronière, 1975). Au Miocène moyen et supérieur, on ne connaît pas encore de formes similaires permettant de trancher la question.

Planaperculina complanata (Defrance), 1822 s. l.
(Pl. 39, 40 ; texte, figs. 39, 40, 41C-E).

1822. — *Lenticulites complanata* Defrance, M., p. 453.
1826. — *Operculina complanata* d'Orbigny, A., p. 281 ; pl. 14, figs. 7-10.
? 1841. — *Operculina costata* d'Orbigny in Michelotti, G., p. 286.
1864. — *Operculina irregularis* Reuss, A., p. 10 ; pl. 1, figs. 17, 18.
1906. — *Operculina preveri* var. *elegans* Parisch, C., p. 89 ; pl. 2, figs. 30-32.
1907. — *Operculina complanata* (Defrance) var. *heterostegina* Silvestri, A., p. 36 ; pl. 2, fig. 4.
1911. — *Operculina costata* d'Orbigny. Douvillé, H., p. 56 ; pl. A, fig. 3.
non 1914. — *Operculina complanata* (Defrance). Cushman, J., p. 36.
1930. — *Operculina bartschi* var. *multiseptata* Yabe, H. et Hanzawa, S., p. 39 ; pl. 12, figs. fi, 7, 10 ; pl. 15, figs. 1-7 ; pl. 10, fig. 1.
1938. — *Operculina matapauensis* Chapman, F. et Parr, W. J., p. 288 ; pl. 17, figs. 10, 11 ; texte, fig. 4.
1938. — *Operculina victoriensis* Chapman, F. et Parr, W. J., p. 284 ; pl. 1fi, figs. 3-8 ; texte, fig. 2.
1939. — *Operculina complanata* (Defrance). Lipparini, T., p. 289 ; fig. 4.
1939. — *Operculina complanata* var. *heterostegina* Silvestri. Lipparini, T., p. 290 ; fig. 5.
1945. — *Operculina mbaluvensis* Cole, W. S., p. 278 ; pl. 12, figs. L-M.
1953. — *Operculina victoriensis* Chapman et Parr. Cole, W. S. et Bridge, J., p. 21 ; pl. 5, figs. 1-7.
non 1961. — *Camerina complanata* (Defrance). Cole, W. S., p. 120 ; pl. 16, figs. 1-9.
1963. — *Operculina complanata* (Defrance). Papp, A., p. 290 ; pl. 1, fig. 7.
1964. — *Heterostegina* aff. *heterostegina* (Silvestri). Hottinger, L., p. 1025 ; pl. 6, fig. 1.
1966. — *Heterostegina heterostegina* (Silvestri). Hottinger, L., p. 61 ; pl. 13, figs. 3-5.
1966. — *Operculina complanata* (Defrance). Papp, A., p. 70 ; pl. 18, fig. 1.
1973. — *Operculina complanata* (Defrance). Bombita, G., p. 463 ; pl. 2, figs. 20/1-3.

Source : MNHN, Paris

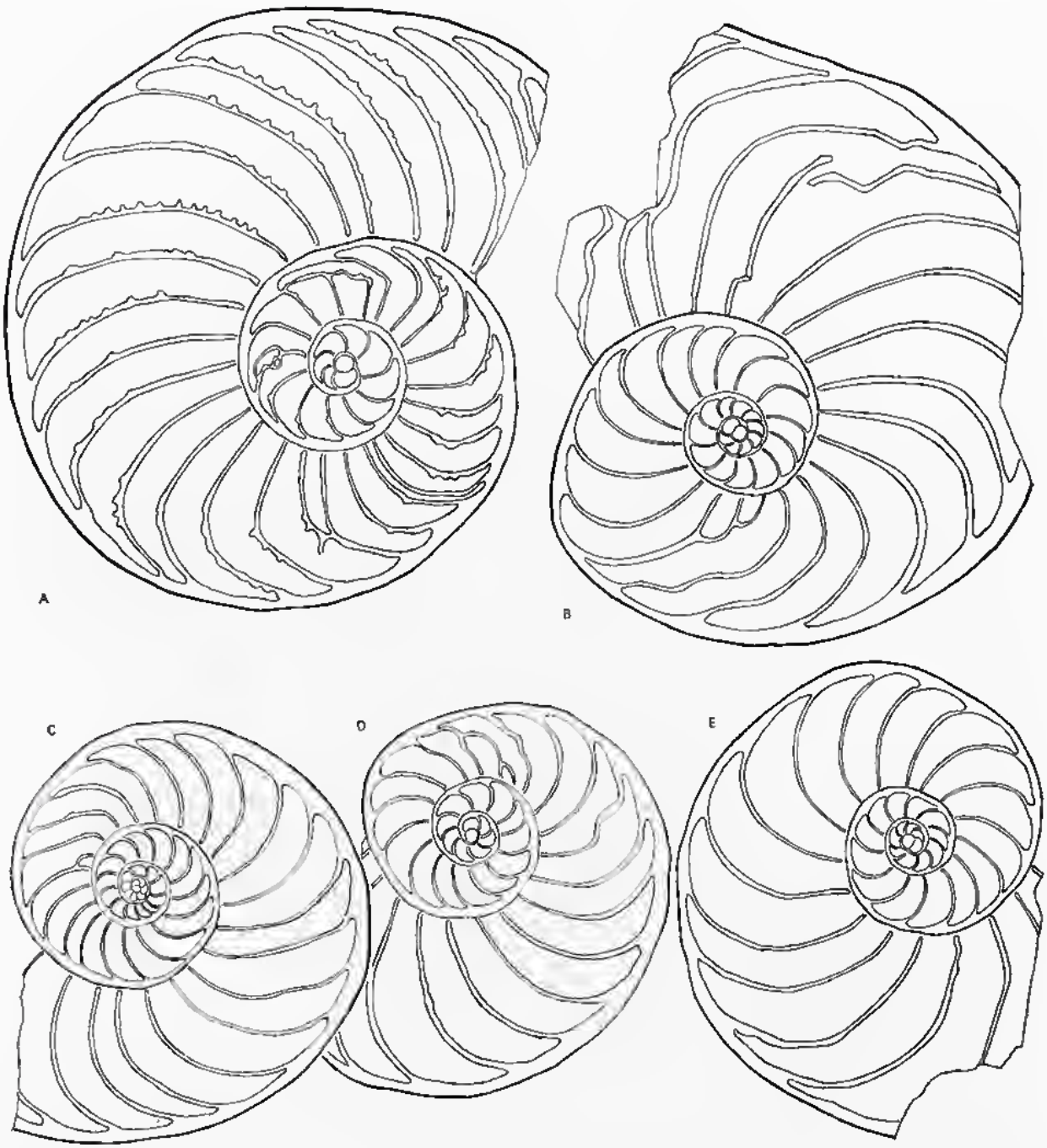


Fig. 39. — *Planoperculina complanata* (Defrance). Spécimens mégalosphériques, coupes équatoriales, × 20. Oligocène.
A : Spécimen provenant de Handilloh, région bordelaise, Aquitaine occidentale, France.
B-E : Spécimens simples, de petite taille. Embouchure du Sg. Djaing, Tabalong, Borneo du Sud-Est (éch. 71, A. Tobler). Oligocène inférieur.

Synonymie : Le nom *O. complanata* étant en usage actuellement pour les operculines planiformes (évolutes et plates), sans septes secondaires, de l'Oligo-Miocène, il faut sans doute le conserver en insistant sur sa priorité. Si l'on accepte mon interprétation de l'espèce incluant les formes ornées, *O. costata* d'Orbigny, provenant des marnières des environs de Dax comme *O. complanata*, devient

Source : MNHN, Paris

un synonyme. Les figures originales d'*O. irregularis* Reuss montrent une analogie si frappante avec les formes ornées d'*O. complanata* que je n'hésite pas à la mettre en synonymie. *Operculina complanata* var. *heterostegina* Silvestri fut choisie d'une manière malheureuse puisque le nom prête à confusion si la présence de septes secondaires doit rester le caractère distinctif du genre *Heterostegina*. Dans ce cas, l'on obtiendra la dénomination *Heterostegina heterostegina* (Silvestri) qui ne représente cependant pas le générotype *H. depressa* d'Orbigny. Je conserve cependant le nom *heterostegina* Silvestri au rang d'une sous-espèce, provisoirement au moins, pour désigner les *O. complanata* à septes secondaires incomplets de l'Oligocène et du Miocène inférieur.

Diagnose émendée : Operculines évolutes et plates de taille moyenne, ornées ou lisses, à spire lâche dès le commencement. Ornementation caractéristique par des granules réguliers sur les sutures septales et spiralées et par des granules grossiers interseptaux. Dans les faciès marneux, l'ornementation du test peut s'effacer totalement : Dans les coupes tangentielles, l'on constate la répartition uniforme des pores dans les parois latérales à l'exception de la zone axiale, où un bouton imperforé subsiste.

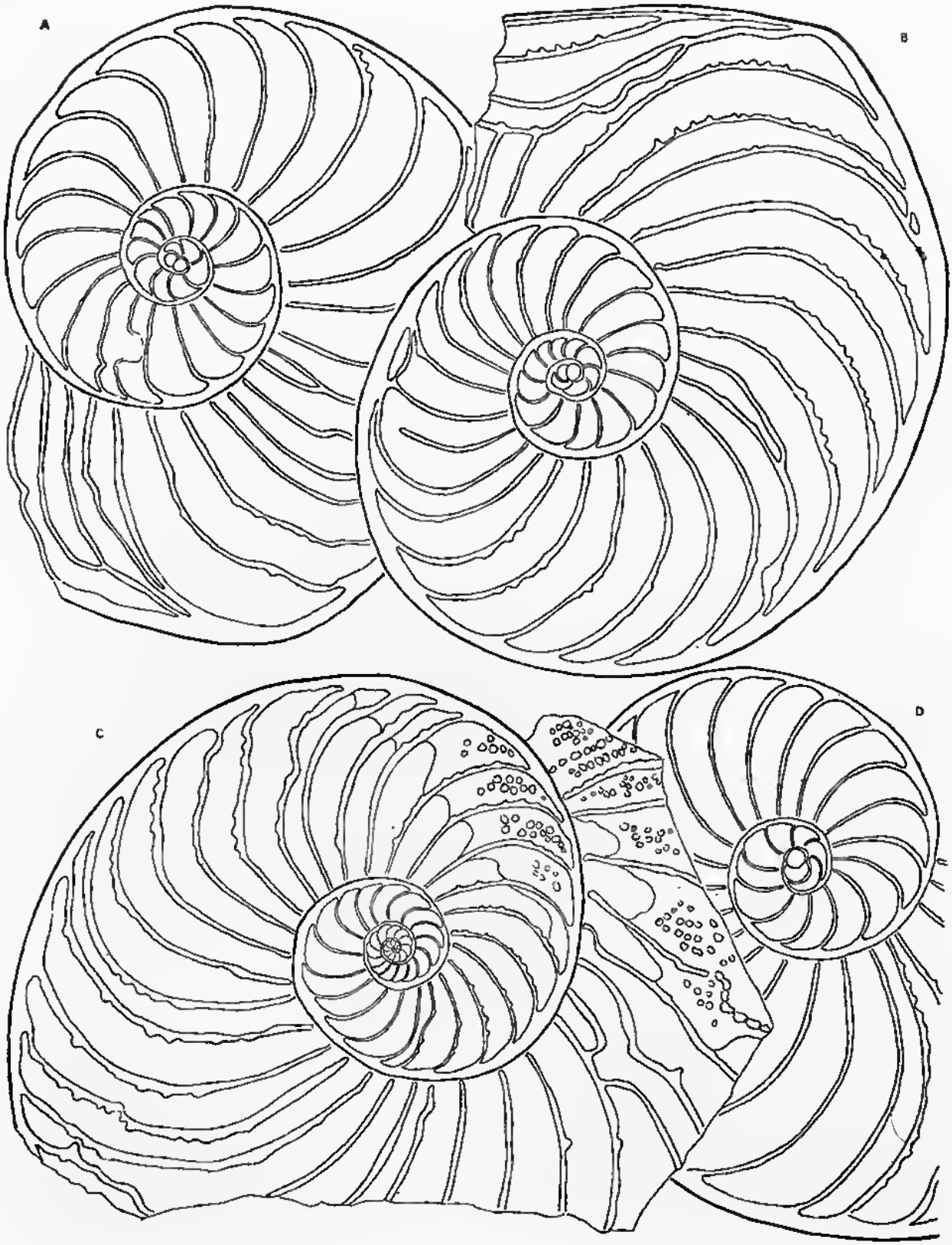
La spire est lâche dès le premier tour. Les spécimens provenant de Handilloh dans la région bordelaise (Aquitaine occidentale) et qui nous servent de « types » (texte, figs. 39 A, 40 B) ont une mégalosphère d'un diamètre de 125 µm suivie d'un stade juvénile mal délimité à septes falciformes qui ne dépasse guère un tour de spire comprenant 9 — 11 loges. Les stades adultes atteignant un diamètre de 6 mm sont caractérisés par des loges espacées, courbées et modérément ondulées. La base proximale des septes est d'abord radiale, plus tard elle s'incline progressivement en arrière atteignant un angle de 30° environ par rapport au rayon de la spire. Dans un tour atteignant un rayon de 3 mm, on compte 20 — 30 loges. « Septal flap » modérément plissé. La hauteur des plis correspond en moyenne à l'épaisseur du septum.

Le gisement de Ramleh, en Israël nous a fourni des spécimens plus variés (texte, figs. 40A, C, D) ornés ou lisses, dont les chiffres diagnostiques varient de la manière suivante : diamètre de proloculus : 100-225 µm ; 4-12 loges juvéniles, falciformes ; 20-27 loges par tour atteignant 3 mm de rayon.

Un autre gisement, également très riche en operculines, situé en Indonésie et daté de l'Oligocène inférieur par *N. intermedius*, nous a fourni des spécimens nettement plus petits et plus primitifs que les formes bordelaises (texte, figs. 39A, 40B). Ces spécimens sont lisses mais montrent en coupe tangentielle les pustules interseptales caractéristiques du groupe. Le diamètre de la mégalosphère y varie de 50 — 100 µm. Le stade juvénile comprend un tour et demi à deux tours un quart avec 16 — 25 loges juvéniles. Il y a 22 loges adultes par tour atteignant 3 mm de rayon. Elles n'y sont guère ondulées et leur « septal flap » n'est pas plissé.

Le système des canaux suturaux a pu être étudié en détail chez les spécimens parfaitement conservés provenant du Miocène inférieur de Saucats, Pont Pourquey (Bordelais). Les répliques artificielles des cavités du test rempli d'Araldite (pl. 40) montrent des canaux suturaux particuliers. Sur le côté proximal du septum, des canaux suturaux simples ou bifurqués partent presque verticalement du canal latéral pour déboucher dans la suture septale ou sur son bord proximal. Sur le côté distal du septum par contre, les canaux suturaux partant du canal latéral se penchent vers l'avant, dans la direction de la croissance du test, traversent obliquement la paroi latérale, perforée de la loge et débouchent à la surface de la paroi latérale, dans la zone des piliers interseptaux. Ces canaux suturaux obliques sont ramifiés. La branche principale a un calibre analogue à celui du canal latéral, les ramifications secondaires ne sont guère plus épaisses que les pores. A la base de leur trajet oblique, les canaux suturaux sont logés dans les plis latéraux du « septal flap ». Ils se distinguent d'un canal trabéculaire d'une nummulite non seulement par la position plus profonde de leur base de départ située dans les plis du septal flap, mais aussi par l'écartement différent des pores dans la paroi latérale, sur le trajet oblique des canaux. Chez la nummulite, le trajet oblique du canal trabéculaire est visible à l'extérieur par l'écartement externe des pores (« trabécules transverses », pl. 9, fig. A-D) tandis que chez les planoperculines, les pores sont répartis d'une manière uniforme sur la surface latérale de la loge au-dessus du canal oblique. Dans les coupes tangentielles, au microscope optique, cette différence est souvent difficile à reconnaître.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

La sous-espèce *P. complanata heterostegina* (Silvestri) (fig. 41) ne se distingue de *P. complanata* s. str. que par le plissement intensif du septal flap dans les loges adultes. La hauteur des plis y dépasse la distance donnée par l'épaisseur du septum primaire. Dans la zone marginale du test, où la hauteur de la loge diminue, et aux endroits où les septes successifs primaires se rapprochent par leurs ondulations irrégulières, des septes secondaires complets s'installent d'une manière irrégulière. Les plis et les septes secondaires peuvent être alignés radialement d'un septum au suivant mais leur disposition est irrégulière dans l'ensemble. Une partie de cette irrégularité n'est cependant qu'apparente. Il faut tenir compte du fait que dans la partie distale du septum secondaire, le pli du septal flap peut être décollé latéralement (comparer texte, fig. 7D, p. 26). Une coupe qui ne passe pas dans le plan idéal de l'équateur du test mais au ras de la paroi latérale, peut traverser le septum secondaire où celui-ci s'est décollé de la paroi latérale. Par conséquent, un septum secondaire peut apparaître en coupe mince plus court et plus incomplet qu'il ne l'est en réalité. Ce phénomène est la raison pour laquelle une mensuration systématique de la hauteur des plis ne fournirait guère de résultats biostratigraphiques satisfaisants.

En Nouvelle-Zélande, A. Haeusler récolta jadis une forme similaire dans des dépôts « pléistocènes ». Nous en figurons un exemple ici (texte, fig. 42D et pl. 41, comparer Cole, 1961, pl. 16, figs. 3, 7, 8) sous le nom de *P.* aff. *complanata*. Cette forme se distingue des *O. heterosteginoides* s. str. par sa surface totalement lisse et hiplane. On remarque la présence de piliers interseptaux sans relief en coupe tangentielle. La spire juvénile de ces formes est plus lâche et le diamètre du proloculus est plus grand, variant de 120 — 200 µm. Le « septal flap » du troisième ou quatrième septum déjà peut être plissé chez les variantes à grand proloculus.

Répartition : Marnes à operculines et lépidocyclines de l'Oligocène et du Miocène inférieur de l'Aquitaine occidentale (région bordelaise et Biarritz), de l'Italie du Nord, des Cordillières Bétiques (Espagne méridionale), du Rif (nappes prérifaine et de Ouezzane, Maroc septentrional) et d'Israël (Ramleh). Détails : voir liste synonymique et légende des figures.

Planoperculina heterosteginoides (Hofker), 1933.
(Pl. 42-44 ; texte, figs. 7B, 42A-C).

1927. — *Heterostegina operculinoides* Hofker, J., *pars*, p. 67 ; pl. 34, 6gs. 1, 6 ; *non* pl. 34, figs . 2, 5.

1933. — *Operculina heterosteginoides* Hofker, J., p. 148 ; pl. 6, 6gs. 1, 2.

1961. — *Camerina complanata* (Defrance). Cole, W. S., ? *pars*, p. 120 ; pl. 10, 6gs. 1, 2, 4-6, 9 ; ? pl. 16, figs. 3, 7, 8.

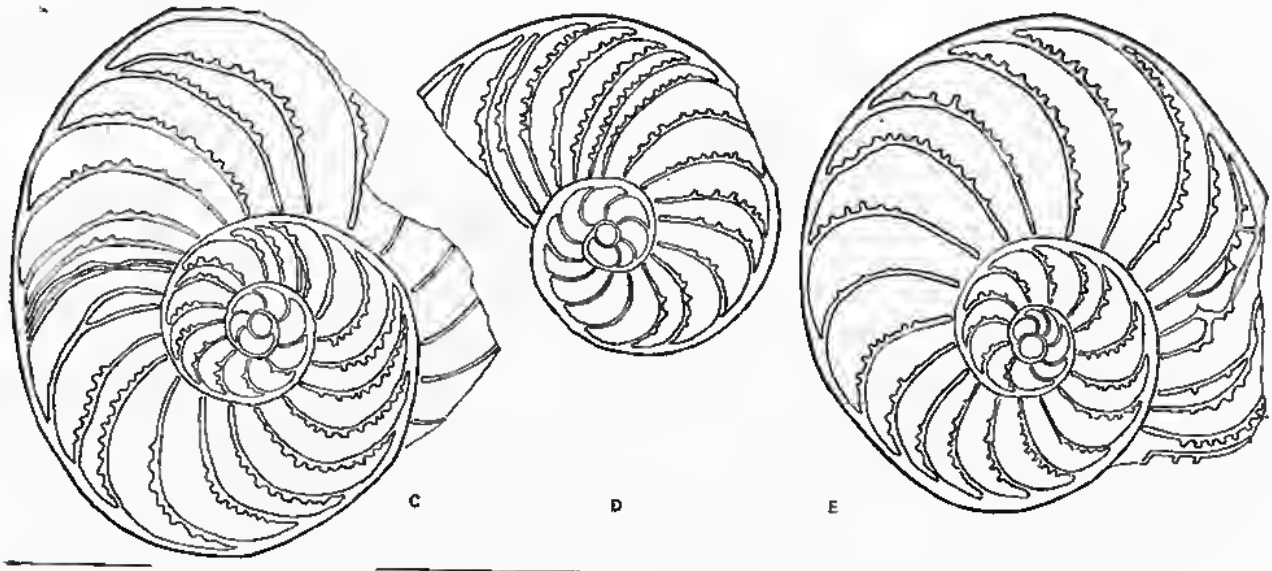
1971. — *Heterostegina heterosteginoides* (Hofker). Hofker, J., p. 76 ; pl. 108, figs. 7-17.

Synonymie : Parmi les foraminifères récoltés par l'expédition Siboga, Hofker (1927) avait trouvé une forme B à septes incomplètement plissés et une forme A à septes secondaires complets qu'il désigna du nom commun *H. operculinoides*. Plus tard (1933), il s'est aperçu de l'existence d'une forme A à septes secondaires incomplets correspondant à la forme B, ce qui l'amèna à séparer les deux formes sur le plan spécifique. Je désigne ici un type pour *P. heterosteginoides* Hofker (exemplaire microsphérique figuré texte, fig. 42A et provenant de Sabah Bornéo, Indonésie) afin que ce nom nécessaire soit « scellé ».

Fig. 40. — *Planoperculina complanata* (Defrance) coupes équatoriales, × 20. Oligocène.

A : Forme mégalosphérique. Batn el Adas au SE de Ramleh près Tel Aviv, Israël (voir Cox 1934, Avnimelech 1936)
B : Forme mégalosphérique. Handilloh, région bordelaise, Aquitaine occidentale.
C : Forme microsphérique. Ramleh.
D : Forme mégalosphérique. Ramleh.

Source : MNHN, Paris



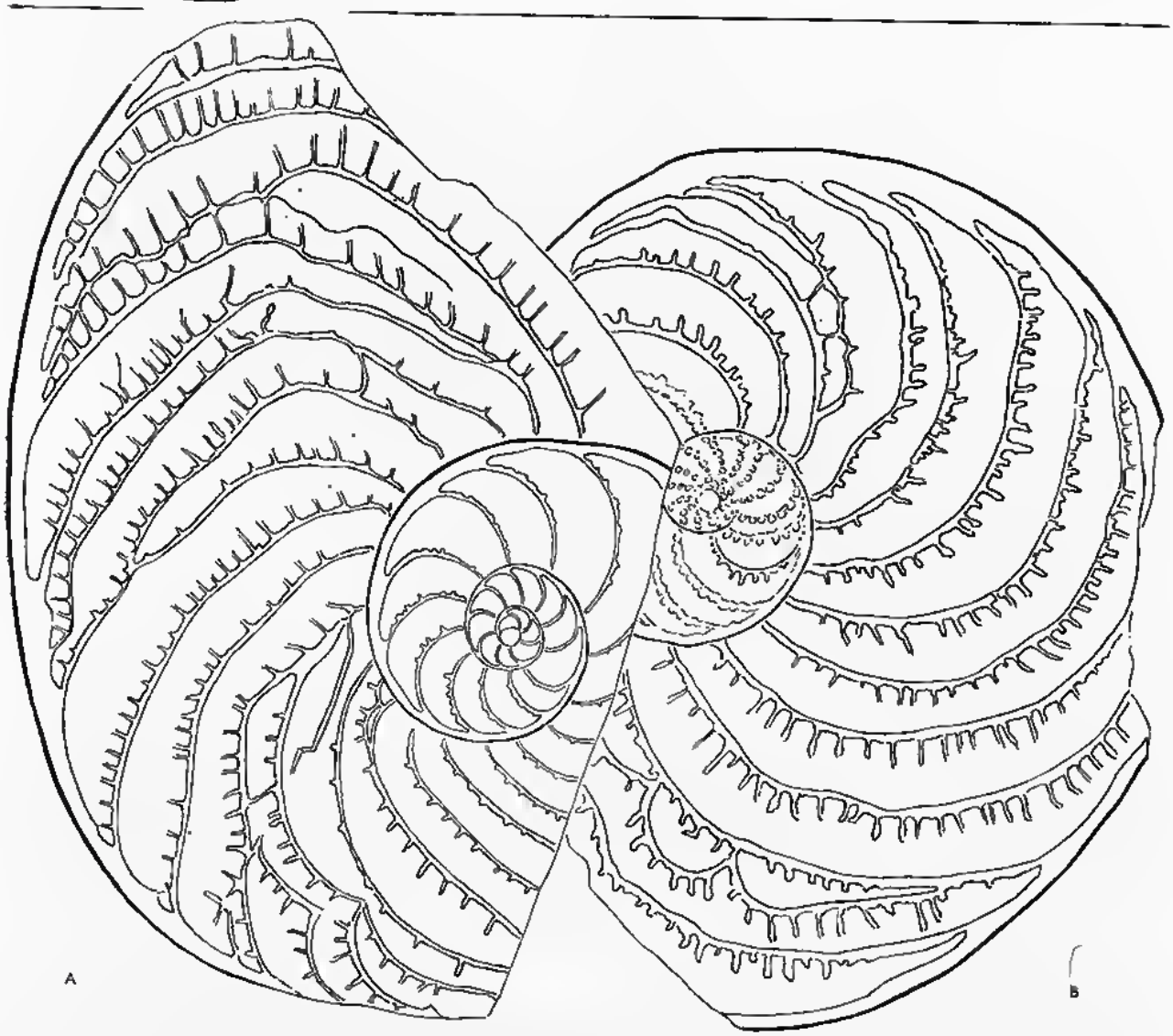


Fig. 41. — C-E : *Planoperculina complanata* (Defrance). Formes mégalosphériques, coupes équatoriales, × 20. Saucats (Pont Pourquey), Aquitaine occidentale. Burdigalien, Miocène inférieur.

Fig. 41. — A-B : *Planoperculina complanata heterostegina* (Silvestri). Formes mégalosphériques, coupes équatoriales, × 20. Oligocène.

A : Flanc N Djehel Oulad Touidjer, Maroc septentrional. A. Senn, éch. 286, voir Brönnimann 1940, p. 5, fig. 2.

B : Coupe non centrée. Batn el Adas, Ramleh, Israël.

Source : MNHN, Paris

Diagnose : Operculine évolute, à spire lâche de taille moyenne, atteignant 1 cm de diamètre. Parois latérales légèrement bombées. Ornementation du type « collier » avec des pustules interseptales irrégulières, souvent allongées dans le sens de la croissance. Un gros pilier ornemental s'installe latéralement des deux côtés de l'appareil embryonnaire.

La section équatoriale révèle une spire de croissance relativement serrée dans les premiers tours. Dans la forme microsphérique, il y a entre 35 et 40 loges népioniques où le septal flap n'est pas plissé. La mégalosphère (diamètre 80 — 120 µm) est suivie de 22 à 30 septes juvéniles, falciformes et lisses dans les 2 à 2,5 premiers tours. Les septes adultes suivants deviennent de plus en plus longs, recourbés d'abord dans la partie marginale seulement, semicirculaires et souvent irrégulièrement ondulés dans les derniers stades de croissance.

Le « septal flap » des septes adultes est plissé en direction de la croissance à l'endroit où le septum touche la paroi latérale perforée du test. Les plis de chaque côté du septum sont symétriques par rapport au plan médian de la coquille. La hauteur des plis ne dépasse jamais la moitié de la hauteur (mesurée dans le sens de la croissance du test) de la loge. Dans les deux générations, l'allure du plissement est la même. La surface interne de la paroi latérale perforée est rugueuse (pl. 43, fig. 6). Les rugosités partent comme faisceau rayonnant de la pointe du pli du « septal flap » vers la paroi orale de la loge. Entre les plis du septal flap, la surface de la paroi latérale reste lisse.

Dans la partie médiane du septum, un stolon radiaire s'installe régulièrement entre les plis du septal flap (pl. 43, fig. 1). D'un septum à l'autre, les axes des stolons ne sont pas continus.

Les raccords entre les cavités des loges et le système de canaux se placent à l'endroit habituel, à la base des loges, perforant la plaque ombilicale (pl. 44, fig. 1). En un endroit cependant (pl. 44, fig. 2), j'ai observé un raccord qui perce le « septal flap » à mi-hauteur du septum. La présence d'un tel raccord septal chez ce groupe occupant du point de vue structural une position intermédiaire entre les operculines et les hétérostégines est significative. Au moment où les loges deviennent annulaires, chez les hétérocyclines et les cycloclypées, les raccords entre les cavités des loges et le système des canaux doivent se situer exclusivement dans le septal flap, la base spiralée des loges ayant disparu.

Les canaux septaux chez *P. heterosteginoides* sont similaires à ceux de *P. complanata* (pl. 40). L'allure des canaux suturaux obliques, penchés en avant, situés dans les plis latéraux du « septal flap » est cependant moins régulière. Il peut y avoir deux canaux suturaux par plis. Le calibre des rameaux principaux y est particulièrement étroit et se distingue à peine de celui des pores (pl. 44, fig. 2-6). Sur la surface latérale des loges, les orifices des canaux suturaux ne peuvent guère être distingués de ceux des pores. Dans les loges externes de cette espèce, ni les sutures ni le trajet oblique des canaux suturaux ne sont marqués par un écartement des pores sur la surface latérale du test (pl. 42, fig. 6, 7).

Rapports et différences : *P. heterosteginoides* se distingue des variantes plates, à spire lâche d'*O. ammonoides* par sa spire adulte plus lâche et par le plissement du « septal flap » dans les loges adultes. On ne connaît pas de variantes involutes appartenant à *P. heterosteginoides*.

Cette espèce récente se distingue des formes oligocènes à septes plissés du groupe *P. complanata* par des tours internes plus serrés et des tours externes plus lâches, par la présence de rugosités sur la surface interne des parois latérales, perforées et par l'allongement frappant des piliers ornementaux interseptaux.

Répartition : *P. heterosteginoides* s. str. n'est connue que dans des faciès relativement profonds à substrat meuble de la mer actuelle autour des Iles de la Sonde (Océan Indien).

Hétérostégines planiformes

(Pl. 45; texte, fig. 43)

Depuis Henson (1948, p. 4), les auteurs s'accordent à relier des operculines plates du type *P. complanata* Defr. aux hétérostégines entièrement évolutes, plates du type *H. complanata* Meneghini (« hétérostégines planiformes ») dans un rameau phylétique dont les espèces successives dans le temps compléteraient successivement leurs septes secondaires. Je partage ce point de vue général. L'on peut s'imaginer les étapes phylogénétiques intermédiaires entre une « operculine » à septes simples et une « hétérostégine » à septes plissés sous forme d'un seul rameau phylétique *P. complanata* — *P. compla-*

Source : MNHN, Paris

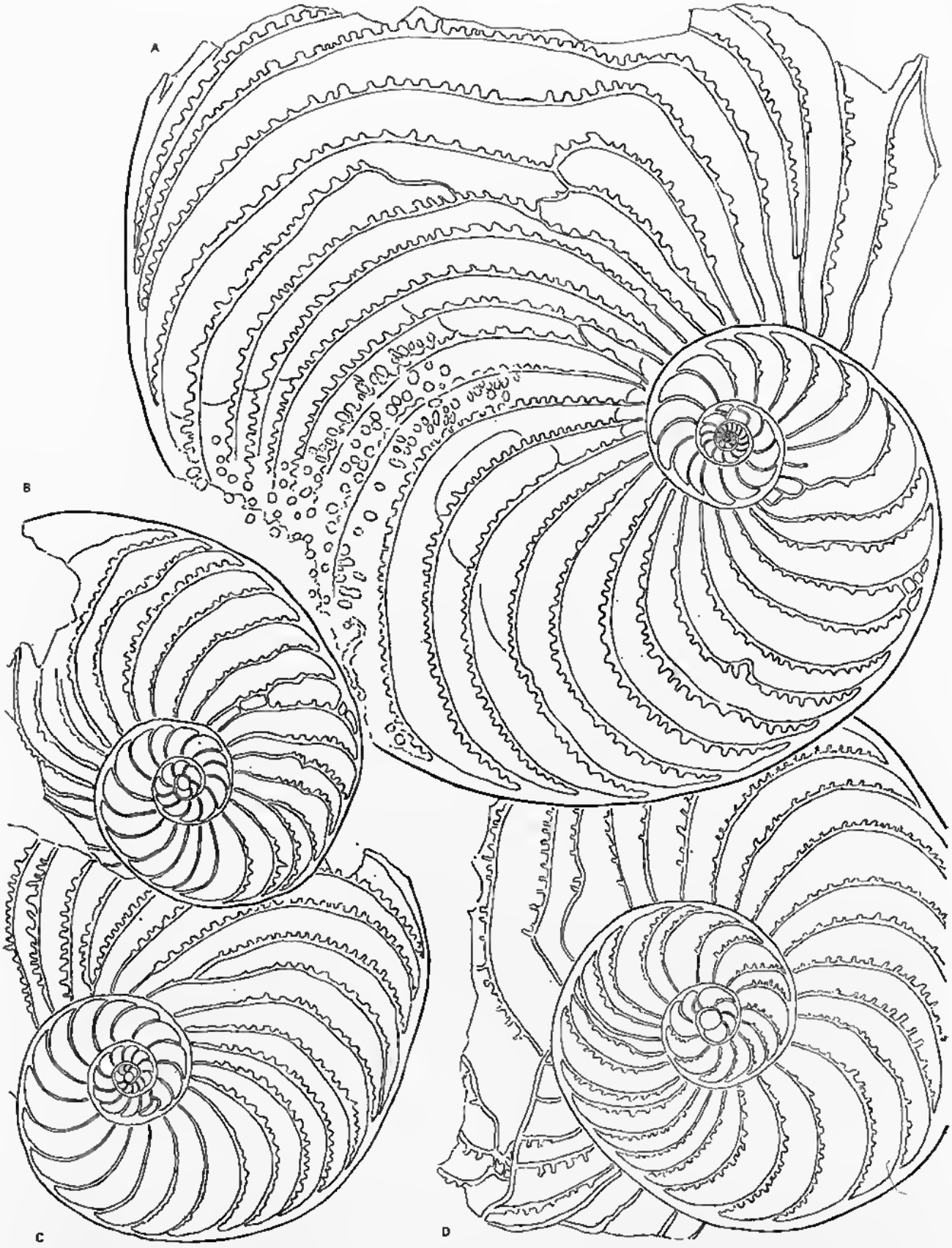


FIG. 42. — *Planaperculina heterosteginoides* (Hofker). Coupes équatoriales, × 20.
A : Forme microsphérique. Bornéo, Indonésie. Récent.
B, C : Formes mégalosphériques. Bornéo, Indonésie. Récent.
D : *Planoperculina* aff. *complanata* (Defrsnce). Forme mégalosphérique. Pléistocène de la Nouvelle-Zélande.

Source : MNHN, Paris

nata heterostegina — *H. heterostegina praeformis* — *H. costata* et sous-espèces *praecostata* à *levitesta* — *H. complanata* — *H. gomezangulensis* (comparer Papp 1966) ou de deux rameaux parallèles (groupe de *H. costata* et de *H. complanata*, Hottinger 1966, Perconig 1972).

Les hétérostégines planiformes paraissent être limitées en outre au bassin Méditerranéen entre le Proche Orient et les bassins néogènes alpins. Dans cette région, les hétérostégines planiformes persistent seules du Miocène moyen à la limite du Pliocène. Je n'ai pas d'éléments nouveaux, supplémentaires à ajouter, mais je considère que les questions phylogénétiques restent ouvertes.

Ici, je voudrais simplement attirer l'attention du lecteur sur deux points particuliers : le dimorphisme des hétérostégines planiformes est « normal ». Il existe des formes microsphériques d'un type analogue à celui des operculines en général (texte, fig. 43), mais ces formes sont extrêmement rares. Chez les hétérostégines planiformes une tendance particulièrement accusée se manifeste apparemment multipliant la schizogonie au cours du cycle de reproduction au détriment de la gamogonie. En outre, il doit y avoir une spécialisation écologique des générations analogue à celles de *O. ammonoides* de la Mer Rouge car je n'ai trouvé la forme microsphérique figurée ici qu'à un seul endroit dans une roche calcaire pure, tandis que les gisements plus marneux ayant fourni des milliers d'exemplaires dégagés n'ont pas fourni de formes microsphériques.

Le deuxième point à discuter ici concerne la nomenclature spécifique d'une espèce clef des hétérostégines planiformes, *H. complanota* Meneghini, 1857. Émendée par Perconig en 1972, cette espèce a un âge miocène moyen (zone à *Glabigerinoides bisphaericus*). Dans le cas où toutes les espèces du groupe d'*O. complanata* seraient réunies dans un seul genre, *H. complanata* Meneghini, 1857 deviendrait un homonyme postérieur à *O. complanata* Defrance, 1822. Par conséquent, le nom *H. complanata* devrait être remplacé par un autre nom nécessairement nouveau, car aucun des noms actuellement en usage pour des hétérostégines planiformes du Miocène ne correspond exactement à *H. complanota* apparemment plus ancienne que toutes les autres : *H. complanata spiralis* et *sculpturata* Papp et Küpper, 1954, *H. papyracea* et *H. papyracea gigantea* Seguenza, 1880 (pl. 45), *H. simplex* d'Orbigny, 1846. Ces espèces sont, au moins en partie, synonymes. Une révision de ce groupe n'apportera de résultats valables que si l'on peut y incorporer une analyse paléoécologique permettant de distinguer les caractères morphologiques dépendant du faciès de ceux qui changent au cours de l'évolution.

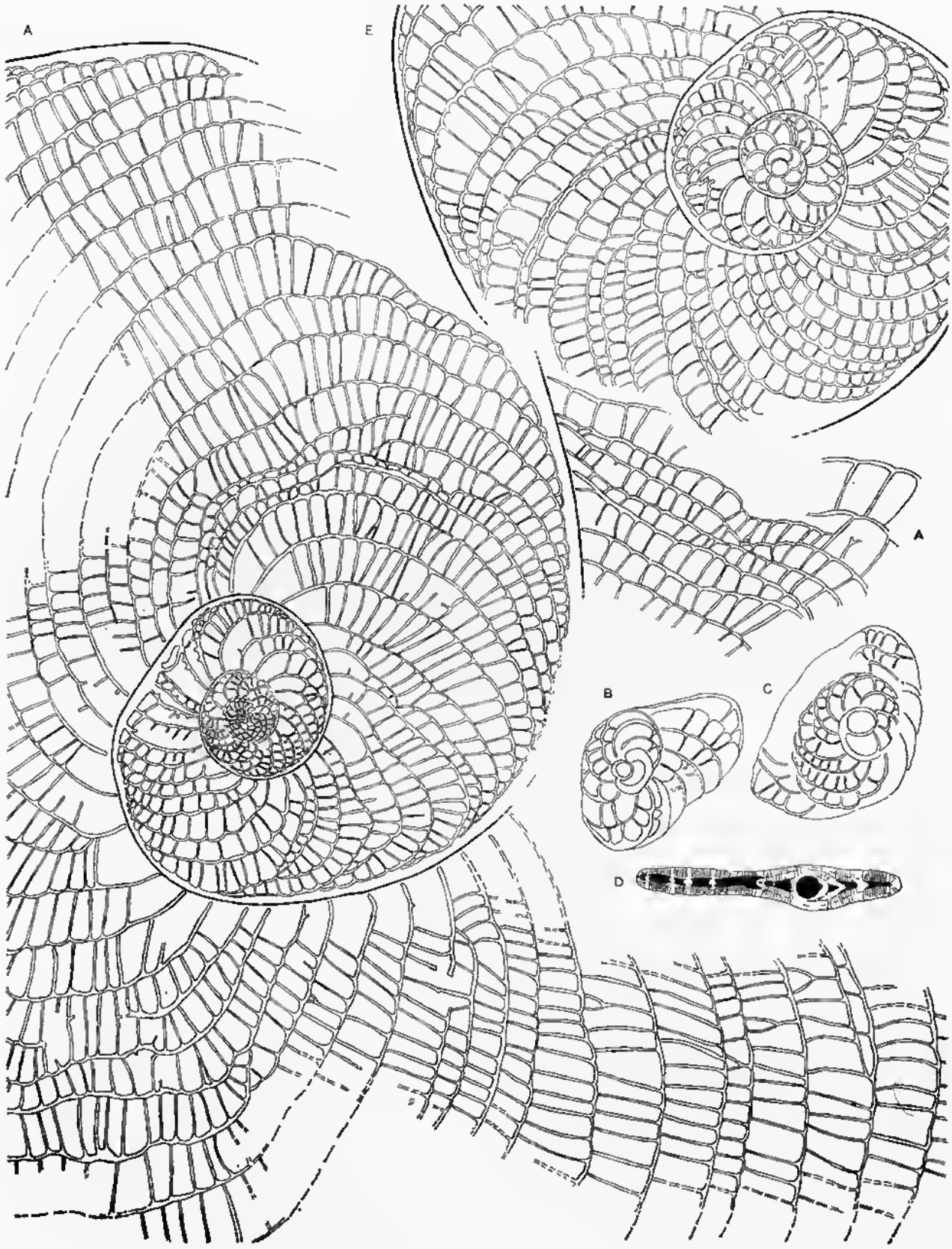
Hétérostégines involutes, cycloclypées, spiroclypées et leurs représentants dans les mers actuelles

Ce n'est pas l'endroit ici de revoir systématiquement les espèces des hétérostégines et des cycloclypées. Il faut cependant donner ici un aperçu approximatif de l'inventaire des espèces connues actuellement pour que l'on puisse délimiter les genres voisins d'une manière logique et harmonieuse (voir tableau, fig. 57). En outre, si l'on veut avancer dans la compréhension biologique des foraminifères operculinoïdes actuels, il nous faut esquisser leur histoire géologique, ne serait-ce que d'une manière approximative.

A partir du Priabonien, l'on rencontre deux types d'hétérostégines involutes qui sont caractérisés par la subdivision des premières loges suivant l'appareil embryonnaire. Il y a un type relativement plat, à spire lâche et à septes rapprochés représenté au Priabonien par *H. reticulata* Rütimeyer (texte, fig. 44) et à l'Oligocène par *H. praecursor* Tan Sin Hok (texte fig. 45, dénominations spécifiques provisoires). L'autre type est plus épais et sa spire est plus serrée. Les septes primaires et secondaires y sont plus espacés. Au Priabonien, ce type serait représenté par *H. helvetica* Kaufmann (texte, fig. 46), à l'Oligocène par *H. assilinoides* Blanckenhorn emend. Henson, 1937 (texte, fig. 47) et au Miocène inférieur par *H. involutiformis* Papp et Küpper, 1954. Les espèces du Pacifique décrites par Cole, en 1954, *H. pusillumbonata* et *H. nigripustula* du Miocène inférieur appartiennent également à ce groupe d'espèces.

En comparant ces formes à l'espèce actuelle *H. depressa* d'Orb. l'on est tenté d'interpréter les types plus involutes, épais et les types plus plats comme deux variantes extrêmes dépendant de fac-

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

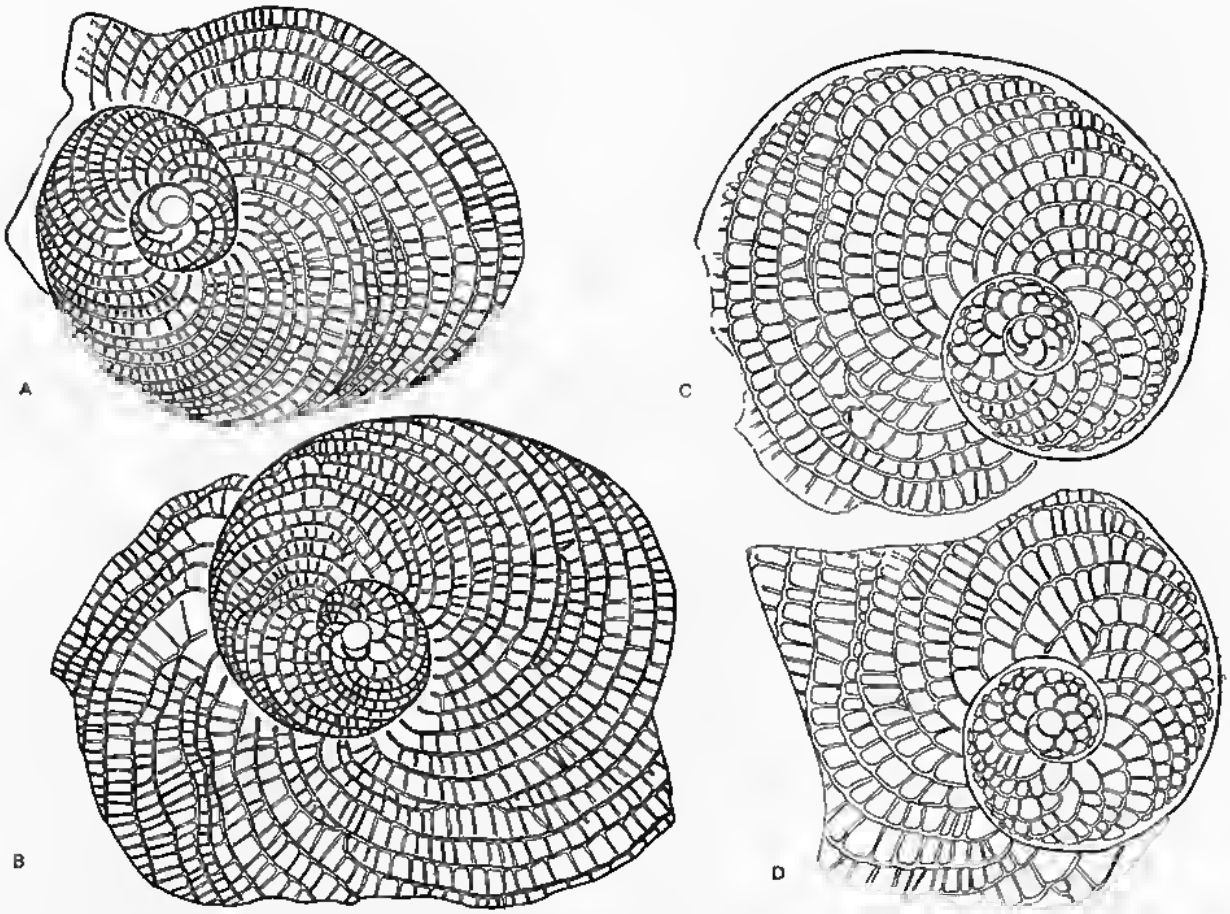


Fig. 44. — *Heterostegina reticulata* Rütimeyer. Formes mégalosphériques, coupes équatoriales. × 20. Priabonien (Éocène supérieur). Benidorm, Alicante, Espagne méridionale. (A, B : Hottinger, 1964).

teurs écologiques. Mais la morphologie des stades internes de *H. depressa* est bien plus constante que celle des népiontes des hétérostégines oligocènes par exemple, où le diamètre des mégalosphères correspondant à des espèces contemporaines varie au moins du simple au double.

Il y a une espèce actuelle, *H. operculinoides* Hofker, décrite par la suite en détail, qui se rapproche du groupe *H. praecursor* sans être pour autant un descendant direct de cette espèce. Des formes miocènes représentant des prédécesseurs phylogénétiques directs des *H. operculinoides* ne sont pas connues. L'aplatissement des coquilles de *H. operculinoides* rapproche cette espèce aux hétérostégines planiformes du type *H. complanata* (texte, fig. 43), mais l'allure de la spire et le rapprochement des septes primaires et secondaires ainsi que la taille des coquilles sont trop différents pour que l'on puisse construire un lien phylogénétique entre *H. complanata* et *H. operculinoides*.

Je suppose que les *Heterocyclina* (n. gen.) *tuberculata* (Moebius) décrites en détail par la suite ont une source phylogénétique voisine de celle des *H. operculinoides* (fig. 49). Leur aplatissement, leur ornementation et leur tendance à former des loges cycliques sont analogues. Je pense que ceci est

---

Fig. 43. — *Heterostegina complanata* Meneghini s. l. × 16.6. Miocène supérieur.

A-D : Flanc E de l'Ahmar Lakhdar, Mechra Hommadi, Maroc oriental. Miocène « postnappe ». A : Forme microsphérique ondulée, coupe équatoriale. B, C : Formes mégalosphériques, coupes obliques plus ou moins bien centrées. D : Forme mégalosphérique, coupe axiale.

E : Source de Karia Ba Mohammed, Rif méridional, Maroc. Miocène « postnappe ». Forme mégalosphérique, coupe axiale.

Source : MNHN, Paris

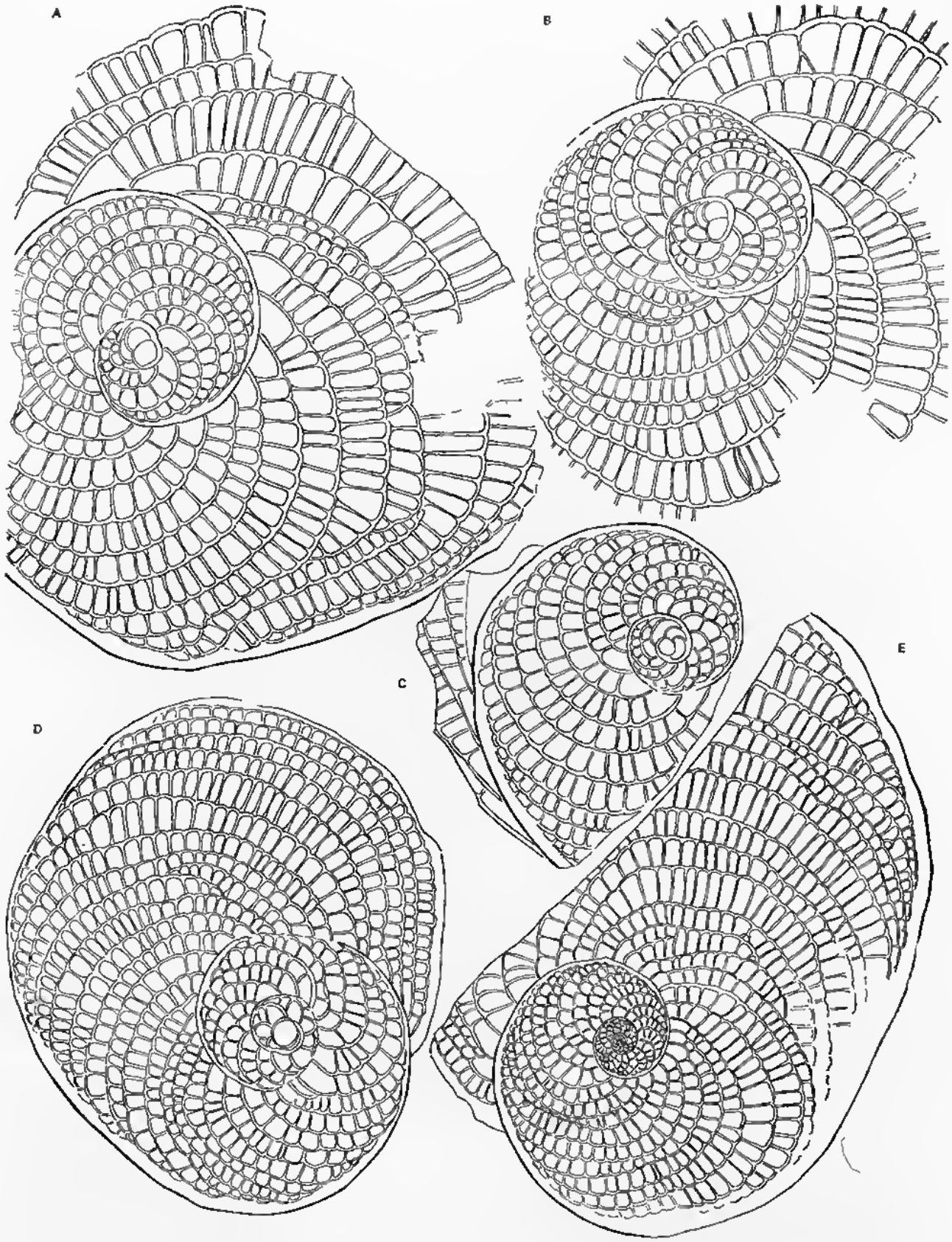


Fig. 45. — *Heterostegina praecursor* Tan Sin Hok s. l. Coupes équatoriales, × 20. Oligocène.

A-C : Formes mégalosphériques. Embouchure Sg. Djaing, Tabalong, Bornéo du SE, Indonésie. Niveau 71 à *Nummulites intermedius* fide A. Tobler.

D, E : Forme mégalosphérique (D) et microsphérique (E). Batn el Adas, Ramleh, Israël.

Source : MNHN, Paris

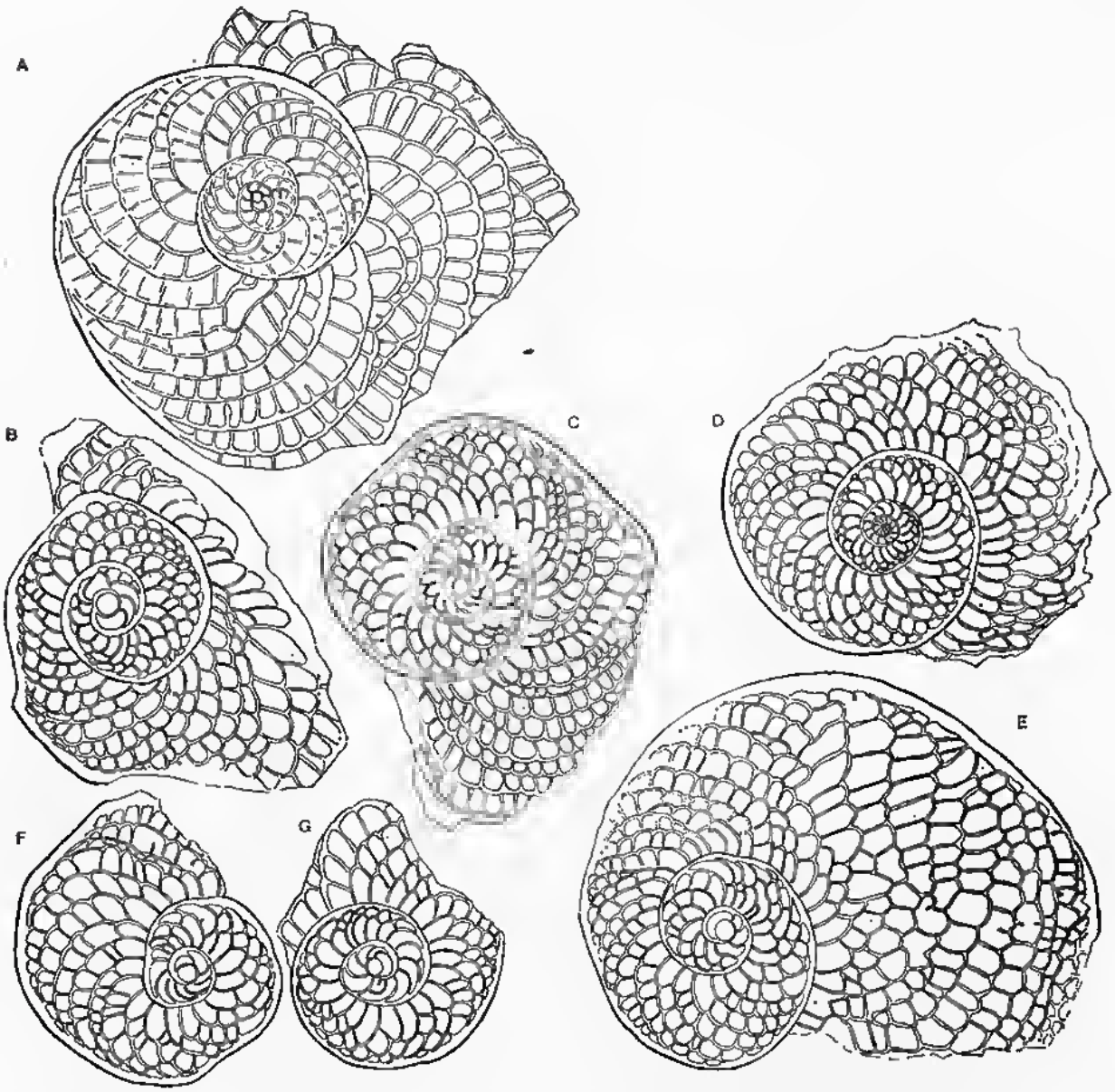


Fig. 46. — Hétérostégines « involutes ». Formes mégalosphériques. Coupes équatoriales, × 20.

A : *Heterostegina* aff. *duplicamerata* Cole. Oligocène supérieur. Forage 309 JOIDES, Koko Guyot, Pacifique (Hottinger 1975, spécimen déterminé à tort comme H. « assilinoides »).

B : *Heterostegina helvetica* Kaufmann. Priabonien (Éocène supérieur). Mossano, Italie du Nord, couche 31 (voir Schweighauser 1953, fig. 3, p. 14).

C, D : *Heterostegina helvetica* Kaufmann. Priabonien. Jebha, Rif septentrional, Maroc.

E : *Heterostegina helvetica* Kaufmann. Priabonien. Mossano. Italie septentrionale (niveau 31, Schweighauser 1953).

F, G : Prédécesseurs éventuelles priaboniens ou biarritziens de *H. helvetica* Kaufmann. Sondage NY 29, 84 m. Bassin de Dorog-Sturova, Hongrie (voir Kecskemeti et Vanova 1972, p. 106, fig. 1).

une adaptation à la vie en profondeur, à la limite inférieure de la zone euphotique qui serait soutenue par une disposition physiologique voisine. Aucun prédécesseur miocène de *Heterocyclina tuberculata* n'est connu actuellement.

La racine phylogénétique des cycloclypées serait à chercher également dans le voisinage des hétérostégines involutes, plates. Nous en décrivons ici une forme oligocène pour comparaison avec

Source : MNHN, Paris

H. tuberculata, tandis que le représentant récent, *Cycloclypeus carpenteri* Brady, 1881 nous sert surtout pour la démonstration du système des stolons toujours difficile à voir dans le matériel fossile (pl. 50, 51).

Les espèces des *Spiroclypeus* sont involutes et ont des spires relativement serrées. Elles apparaissent en même temps que celles des hétérostégines involutes épaisses, au Priabonien, avec *Spiroclypeus granulosus* Boussac, 1906 (= *S. pustulosus* Douvillé, 1916) suivie de *S. carpathicus* (Uhlig),

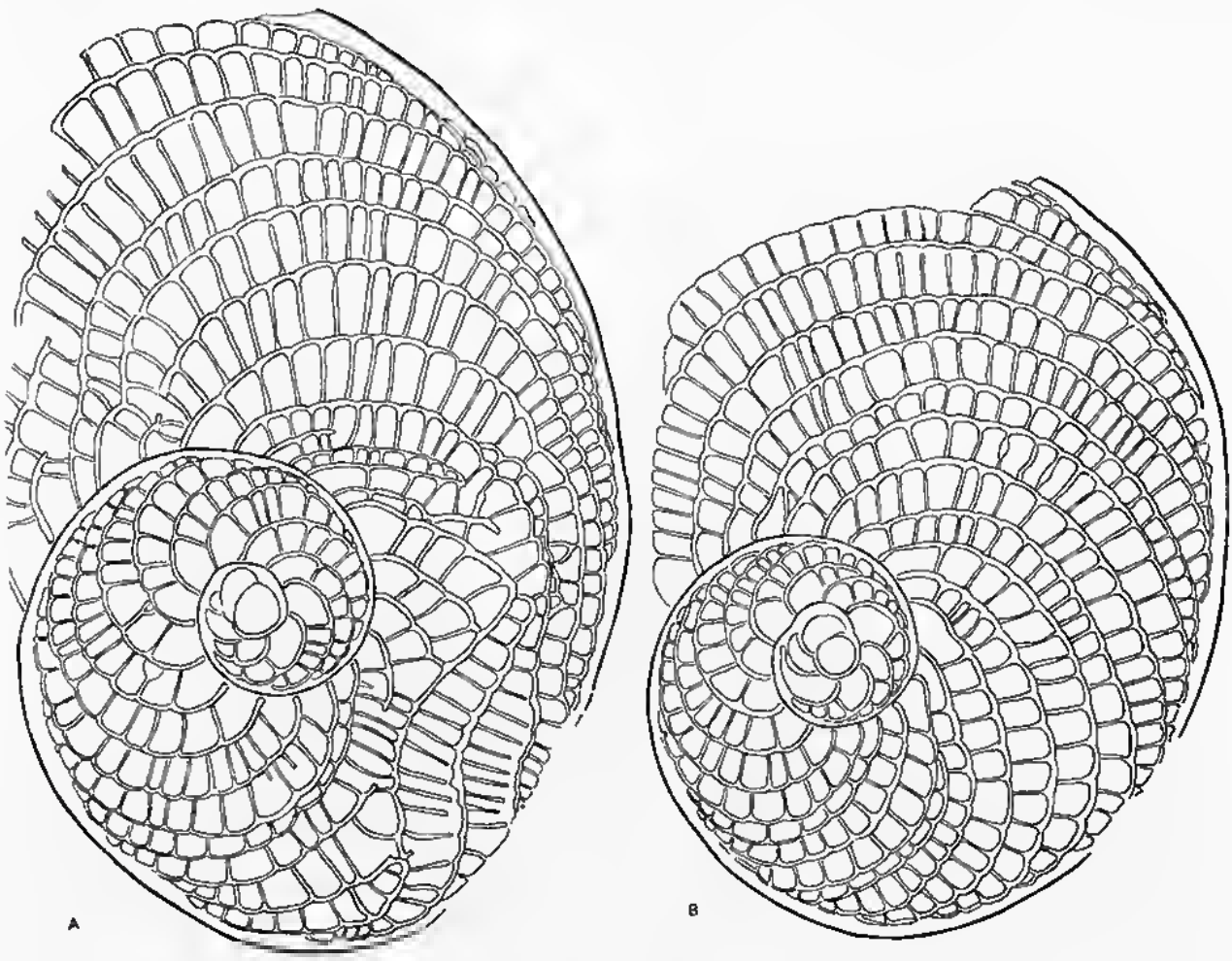


Fig. 47. — *Heterostegina assilinoides* Blanckenhorn emend. Henson. Coupes équatoriales, × 20. Oligocène. Batn el Adas, Ramleh, Israël.

Fig. 48. — Espèces du genre *Spiroclypeus*. Faunes mégalosphériques, × 20.

A, B : *Spiroclypeus anghiarensis* (Silvestri), coupes équatoriale et axiale. Miocène inférieur, Maroc septentrional (Hottinger, 1966).

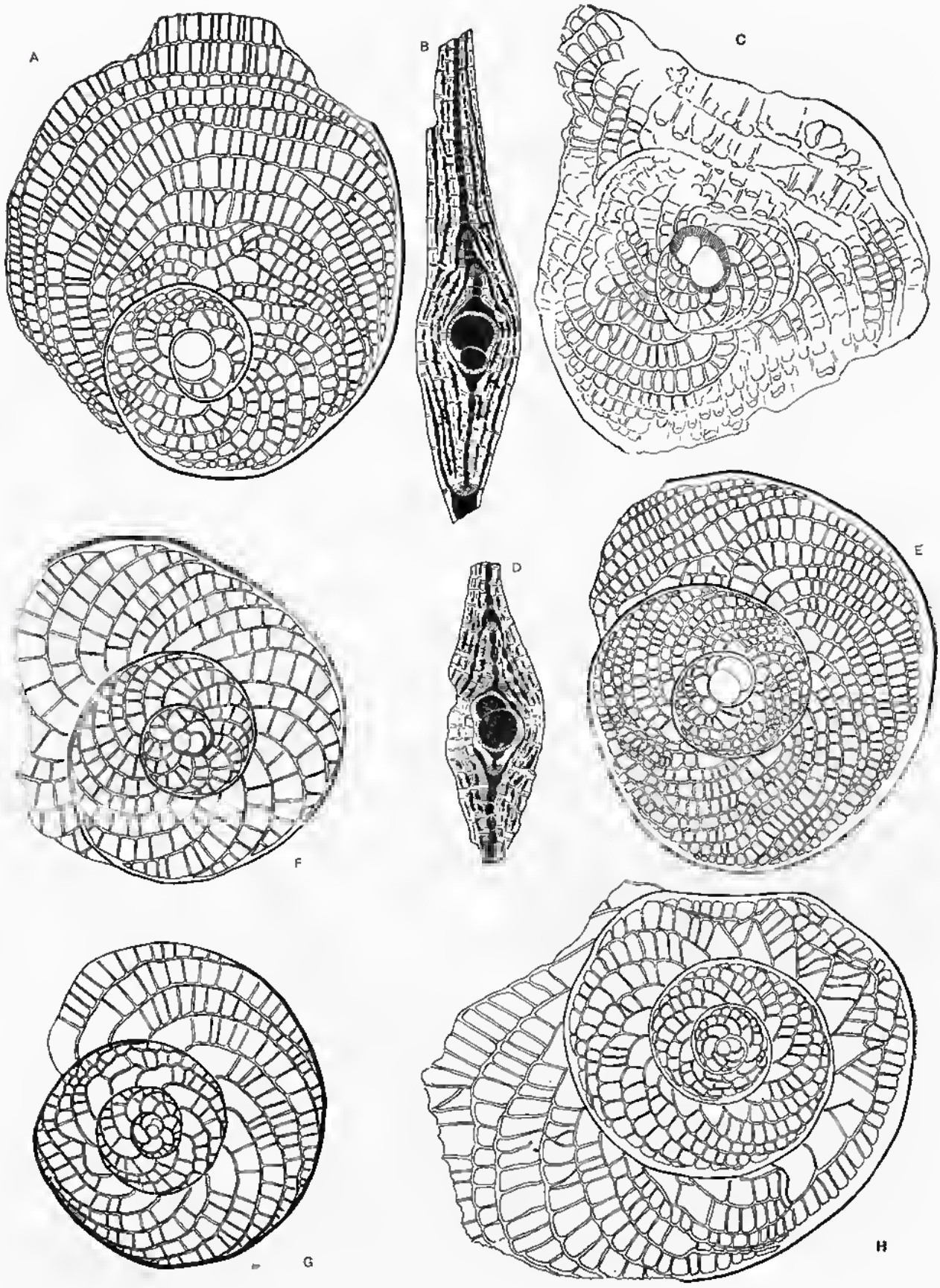
C : *Spiroclypeus tidoenganensis* Van der Vlerk, coupe équatoriale un peu oblique. Oligocène supérieur. Forage 309 JOIDES, Koko Guyot, Pacifique (Hottinger, 1975 ; à la suite d'un malentendu quant à la réduction des figures pour ce travail, il faut y lire 0,4 mm au lieu de 2 cm sur l'échelle des figures 1-3).

D, E : *Spiroclypeus* cf. *tidoenganensis* Van der Vlerk, coupes équatoriale et axiale. Oligocène supérieur, Maroc septentrional (Hottinger, 1966).

F : *Spiroclypeus carpathicus* Uhlig. Coupe équatoriale. Oligocène inférieur ; Benidorm, Alicante, Espagne méridionale (Hottinger, 1964).

G, H : *Spiroclypeus granulosus* Boussac. Coupe équatoriale. Priabonien (Éocène supérieur). Topotypes de Priabona, Italie septentrionale.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

1886 à l'Oligocène inférieur, de *S. tidoenganensis* van der Vlerk, 1925 à l'Oligocène supérieur et *S. anghiarensis* (Silvestri), 1907 au Miocène inférieur (texte, fig. 48). Les replis latéraux des septes transformés en logettes latérales (voir p. 216) sont facilement repérables et confèrent à ce groupe d'espèces un caractère homogène. Des formes intermédiaires entre les *Spiroclypeus* et les hétérostégines involutes, épaisses ne sont pas connues actuellement. Il faudrait les chercher dans des faciès coralligènes du Biarritzien, c'est-à-dire à la fin de l'Éocène moyen.

Dans le Pacifique, des hétérostégines involutes à nombreux septes juvéniles operculiniformes apparaissent également au Priabonien. Cole (1957b) les a décrites sous le nom de *H. aequatoria*. *H. duplicamerata* Cole, 1857b du Miocène du Pacifique pourrait représenter un prédécesseur direct des *H. depressa* d'Orbigny, récentes (fig. 46A, fig. 50). Cette dernière espèce sera décrite en détail dans la suite. Sans doute s'agit-il là d'un groupe particulier d'espèces conservatrices caractérisées par un stade juvénile important et une évolution très lente.

Heterostegina operculinoides Hofker, 1927.
(Pl. 46 ; texte, figs. 49E, F).

1927. — *Heterostegina operculinoides* Hofker, J., *pars*, p. 67 ; pl. 34, figs. 2, 4, 5 ; *non* figs. 1, 3, 6, 7.

Holotype (désigné ici) : spécimen figuré pl. 416, fig. 1.

Localité type : Bornéo, Indonésie.

Niveau type : récent.

Synonymie : J. Hofker (1927) avait réuni une forme microsphérique à septes secondaires incomplets (= *O. heterosteginoides*) et une forme A à septes secondaires complets (= *H. operculinoides*) dans la même espèce. Un échantillon à ma disposition provenant de Borneo contient les formes mégalospbériques des deux espèces à la fois. Les deux formes doivent être séparées comme espèces particulières. Nous désignons par conséquent des types pour cette espèce.

Diagnose : Hétérostégines plates, à spire lâche. Ornementation restreinte sur les sutures septales primaires et secondaires qui ne sont que légèrement limbées. Sur les parois latérales de la logette secondaire par contre il y a un ou plusieurs granules ornementaux hémisphériques occupant la plus grande partie de la surface latérale de la logette. La partie juvénile du test est couverte de pustules.

La section équatoriale révèle la présence d'un appareil embryonnaire caractérisé par une mégalosphère (diamètre 60 — 100 µm environ) suivie d'une deuteroconque réniforme. Un seul septum operculinoïde suit la deuteroconque. Le prochain septum porte déjà un « septal flap » plissé une seule fois. La loge suivante déjà peut être divisée en trois ou quatre logettes. Le tour atteignant 1,5 mm de rayon se compose de 18 — 20 loges. La loge dont l'extrémité recourbée atteint le cordon marginal à l'endroit où la spire atteint un rayon de 1,5 mm est subdivisée en une bonne trentaine de logettes (33-36). L'angle formé par les rayons touchant les extrémités à la base et au sommet du septum de cette loge (voir texte, fig. 49E, F) varie de 130 à 160° environ.

Dans le dernier tour de spire des formes mégalosphériques, les loges forment les trois-quarts d'un cercle sans devenir annulaires. La forme microsphérique n'est pas connue encore.

Le système des stolons (pl. 416, figs. 3-5 ; texte, fig. 7D, p. 216) est caractérisé par un Y modifié où les deux branches proximales de l'Y deviennent presque parallèles et radiaires. Il n'y a pas de stolons annulaires. La communication entre les logettes d'une même loge est assurée cependant par un décollement latéral du pli du septal flap dans la partie distale de la loge. Il en résulte des passages triangulaires dont la présence régulière fait supposer que ces passages servent effectivement à une communication du protoplasme entre les logettes voisines.

Rapports et différences : *Heterostegina operculinoides* se distingue des variantes plates de *H. depressa* (souvent décrites sous le nom *H. suborbicularis* d'Orb. par les auteurs) par sa spire beaucoup plus lâche et son stade juvénile restreint à un seul septum operculinoïde. Le nombre de septes secondaires par loge est beaucoup plus élevé. Elle se distingue de *Heterocyclina* (n. gen.) *tuberculata*

Source : MNHN, Paris

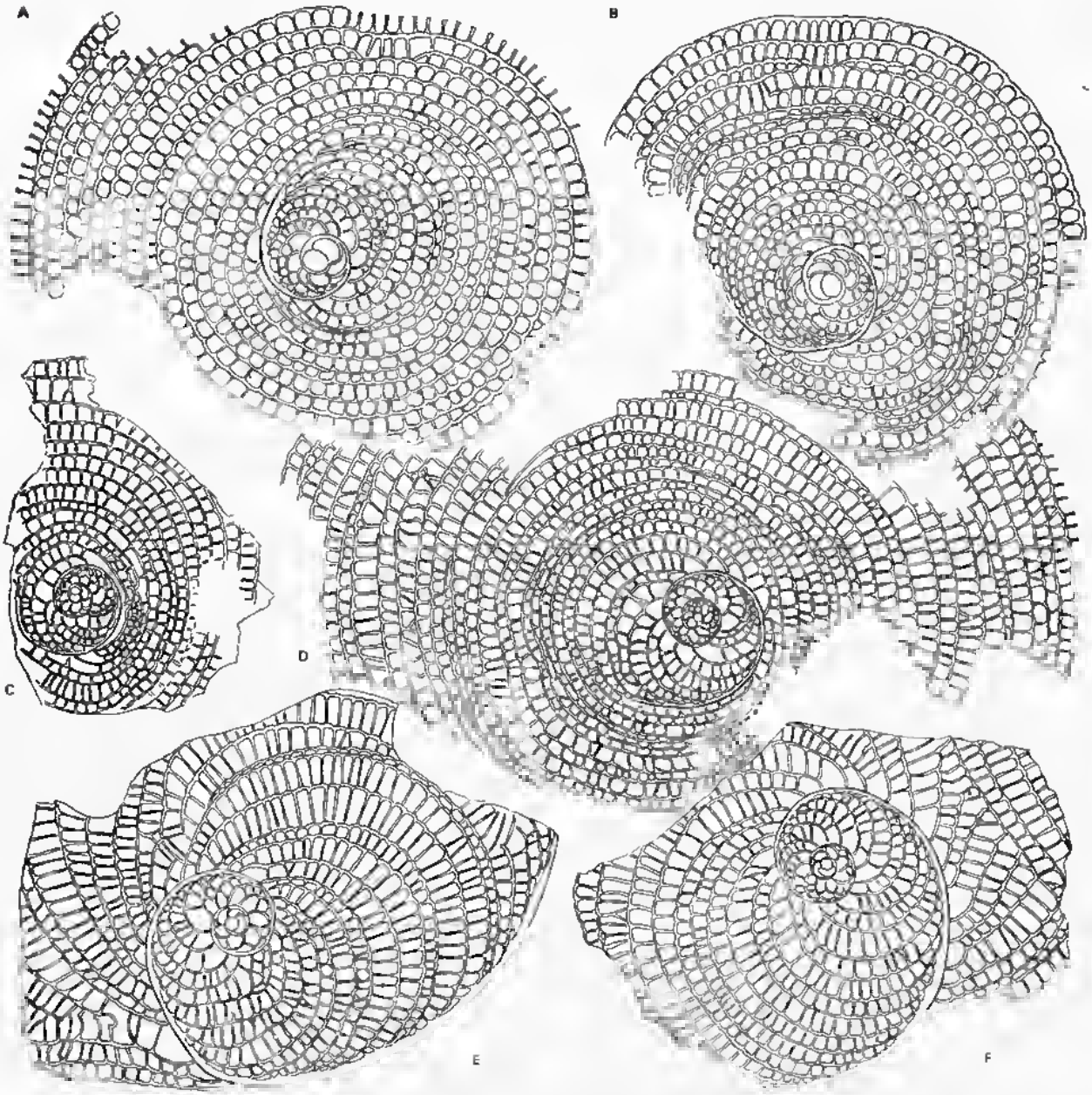


Fig. 49. — A, B : *Cycloclypeus* aff. *oppenoorthi* Tan Sin Hok. Formes mégalosphériques, coupes équatoriales, × 20. Oligocène. Batn el Adas, Ramleh, Israël.

Fig. 49. — C, D : *Heterocyclina tuberculata* (Möbius). Formes mégalosphériques, coupes équatoriales, × 20. Actuel. Geziret Faraoûn, Elat, Mer Rouge, éch. 71051, 91 m de profondeur.

Fig. 49. — E, F : *Heterostegina operculinoides* Hofker. Formes mégalosphériques, coupes équatoriales, × 20. Actuel. Bornéo, Indonésie.

(Moebius) par son système de stolons radiaires, par l'absence de stolons annulaires et par ses passages latéraux, triangulaires.

Heterostegina operculinoïdes, forme actuelle, se rapproche des hétérostégines du groupe *H. praecursor* de l'Oligocène par sa morphologie générale. Elle s'en distingue surtout par son appareil

Source : MNHN, Paris

embryonnaire plus petit et par ses septes primaires et secondaires plus rapprochés, surtout dans la partie externe du test.

Répartition : Dépôts actuels de l'Océan Indien, autour des Iles de la Sonde.

Heterocyclina tuberculata (Moebius), 1880.
(Pl. 11, 47-49 ; texte, figs. 49C, D).

1880. — *Heterostegina tuberculata* Moebius, K., p. 107 ; pl. 12, figs. 3-7.
non 1921a. — *Heterostegina depressa* var. *tuberculata* Moebius. Cushman J. A., p. 384.
1965. — *Cycloclypeus guembelianus* Brady. Le Calvez, J. ; pl. 15, fig. 3.

Cette espèce apparaît ici sous un nom générique nouveau qui est défini et justifié plus loin, à la p. 142.

Description des formes mégalosphériques : Disques extrêmement plats et minces d'un diamètre atteignant 6 mm environ, souvent irrégulièrement ondulés. Partie juvénile un peu épaissie, ornée d'un pilier central transparent situé exactement sur l'embryon, avec un diamètre de 200 à 300 µm. La spire juvénile est située souvent un peu en dehors du plan médian du disque adulte, de sorte que le renflement de la partie juvénile est souvent dissymétrique. L'ornementation est réduite à un seul granule sur chaque paroi latérale des logettes. Sur les loges spiralées juvéniles, ils sont hémisphériques, sur les loges adultes ils ont un relief moins accusé. Il y a des formes presque lisses qui permettent d'observer en transparence les loges adultes, annulaires et leur subdivision en logettes. Le calibre des pores dans les parois latérales est particulièrement réduit.

La coupe équatoriale montre une protoconque sphérique d'un diamètre variant de 75 — 100 µm, suivie d'une deutéroconque réniforme épaisse. Un ou deux septes operculinoïdes font suite à l'appareil embryonnaire. Dans les loges suivantes, le nombre de plis du « septal flap » n'augmente que lentement, ce qui correspond à l'allure particulièrement serrée du premier tour de spire. Ensuite, la spire devient rapidement très lâche. Il y a en tout 25 — 30 loges spiralées juvéniles dont les dernières comportent une cinquantaine de logettes isométriques. Dans la partie adulte du test, on compte 8 — 10 loges annulaires par 1 mm de rayon.

Le système des stolons montre une modification particulière de l'Y hétérostéginoïde (voir p. 27 ; texte, fig. 7E) de sorte que le bras marginal de l'Y est dévié en direction marginale pour former un stolon annulaire, médian. Ce stolon avait été déjà reconnu du reste par Moebius (1880, pl. 12, fig. 5) qui ne lui avait pas attribué cependant une valeur systématique particulière. Le reste de la structure est très voisin de celle des hétérostégines ou des operculines. Le système des canaux interseptaux et suturaux est figuré et commenté p. 33 ; texte, fig. 9E). Les modifications du système des canaux correspondent aux modifications de la disposition des loges et des logettes dans un système de croissance annulaire.

Rapports et oippérences : Cette espèce se rapproche le plus des *Cycloclypeus* de l'Oligocène à spire juvénile relativement développée du type *C. oppenoorthi* ou *eidae* décrites ci-dessous. Elle s'en distingue surtout par la présence de stolons annulaires médians.

Répartition : Océan Indien : Ile de St. Maurice, de Mayotte et Golfe d'Élat (Mer Rouge) où l'on peut la trouver à la limite inférieure de la zone euphotique (voir p. 38). On ne connaît pas de représentants fossiles de cette espèce.

Cycloclypeus aff. *oppenoorthi* Tan Sin Hok, 1932.
(Pl. 52, figs. 1-4 ; texte, fig. 49A, B).

Remarques : Provenant du gisement oligocène de Ramleh (Israël), des spécimens sont figurés ici sous une appellation provisoire pour être comparés avec *Heterocyclina tuberculata*. L'ornementation et la taille de cette forme correspond plutôt à *C. posteidae* Tan, 1932 mais le rapport du diamètre

Source : MNHN, Paris

de la mégalosphère avec le nombre de loges juvéniles, spiralées ne correspond guère à celui des « espèces fondamentales » du groupe *C. eidae* décrites par Tan (1932). Chez *C. posteidae*, les spécimens à 18 septes spiralés sont rares et représentent l'extrême limite de la variabilité de cette espèce. Les spécimens à 18 septes ont un diamètre du proloculus variant de 80 — 90 µm environ. Chez *C. eidae*, les spécimens ayant 18 septes spiralés présentent un proloculus de 60-100 µm de diamètre. Or, les formes provenant de Ramleh, figurées ici, ont une mégalosphère de 150 — 200 µm et 17 à 18 septes hétérostéginoïdes. Ce rapport correspond relativement bien à celui que l'on observe chez *C. oppenoorthi*.

Les formes microsphériques provenant de Ramleh avec 43 loges népioniques spiralées occupent une position intermédiaire entre celles appartenant à *C. oppenoorthi* qui en ont 55 — 56 et celles du groupe *C. eidae* où l'on en trouve 30 environ chez *C. eidae* s. str. et 29 chez *C. posteidae*. Si l'on admet que la variabilité de l'aspect externe et l'épaisseur du test varie considérablement et dépend du faciès, il faut s'appuyer de préférence sur les caractères internes qui sont, dans les formes de Ramleh, plus proches de l'espèce *C. oppenoorthi* que de *posteidae*. Une telle détermination correspondrait aussi à la datation du gisement de Ramleh par les autres grands foraminifères (Oligocène).

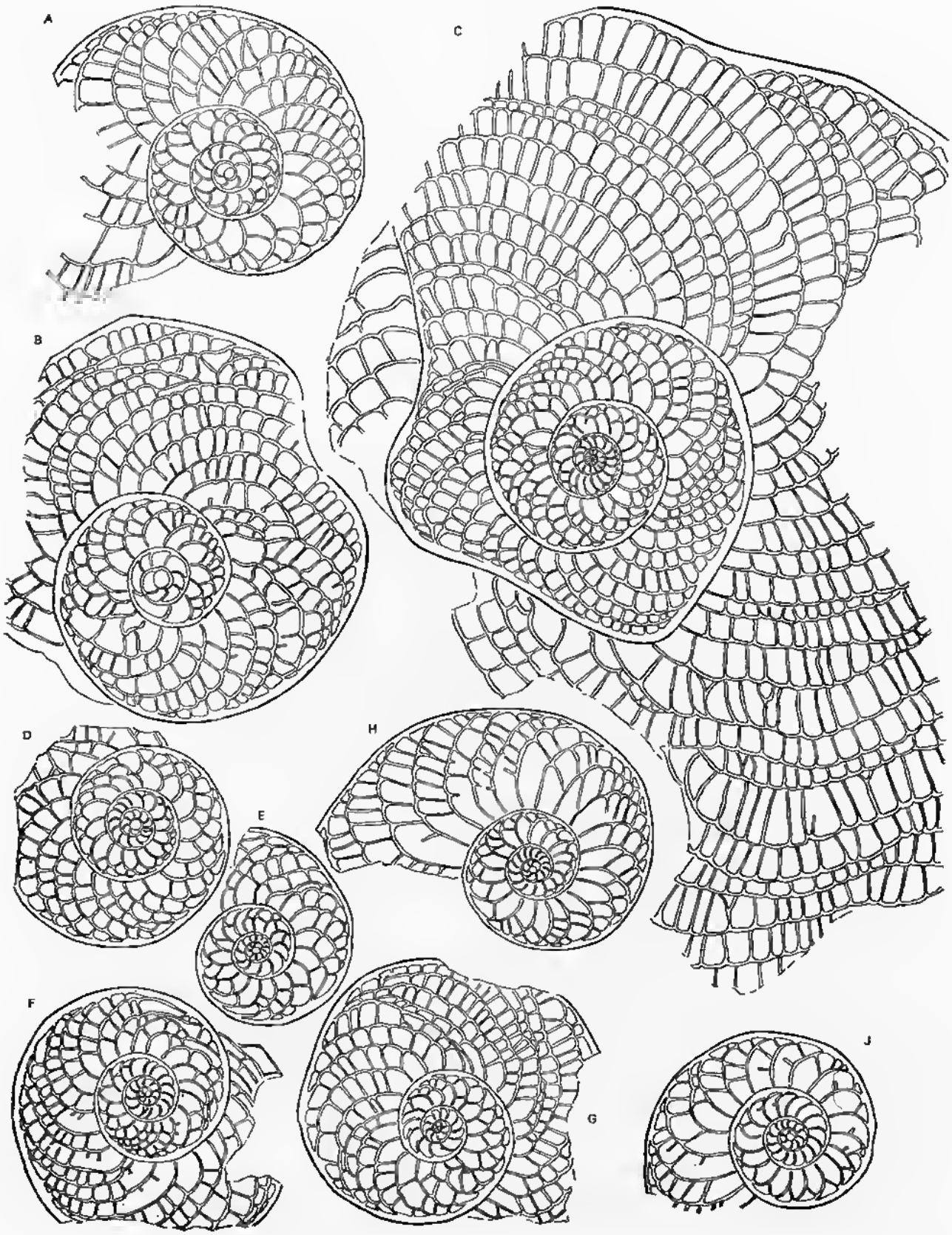
Quoiqu'il en soit, le matériel de Ramleh est suffisamment bien conservé pour que l'on puisse reconnaître le système des stolons en Y typique pour le générotype de *Cycloclypeus*, *C. carpenteri* Brady (pl. 50, 51) : La modification légère de l'Y hétérostéginoïde en un système entrecroisé des stolons (voir p. 26, 142 ; texte, fig. 7F) a eu lieu avant l'Oligocène. Le dédoublement des plans de stolons que l'on observe dans les premiers septes de *C. carpenteri*, forme récente (pl. 51, fig. 1), doit être un phénoméne secondaire en rapport avec la croissance du diamètre axial de l'appareil embryonnaire, tandis que l'Y hétérostéginoïde, c'est-à-dire la disposition des stolons en un seul plan médian, doit être un caractère primaire. Elle ne peut représenter une réduction qui serait en rapport avec la tendance phylogénétique d'aplatir le test.

Heterostegina depressa d'Orbigny, 1826.

(Pl. 3, fig. A ; pl. 10, fig. D ; pl. 14, figs. 5, 6 ; pl. 52, figs. 5-8 ; pl. 53, 54 ; texte, fig. 50).

1826. — *Heterostegina depressa* d'Orbigny, A., p. 305 ; pl. 17, figs. 5-7.
1839. — *H. antillarum* d'Orbigny, A., p. 122 ; pl. 7, figs. 24-25.
1862. — *Heterostegina* sp. ; Carpenter, M., p. 288 ; texte, figs. 45-47 ; pl. 19, fig. 1.
1880. — *H. curva* Moebius, K., p. 105 ; pl. 13.
1884. — *H. depressa* d'Orbigny. Brady, H., p. 746 ; pl. 112, figs. 14-18.
1884. — *H.* cf. *curva* Moebius. Brady, H., p. 746 ; pl. 112, figs. 19-20.
1896. — *H. niasi* Verbeek, R. et Fennema, R., p. 1155 ; pl. 9, fig. 12.
1904. — *H. suborbicularis* d'Orbigny in Fornasini, C., p. 396 ; pl. 14, figs. 5-7.
1907. — *H. depressa* var. *spiroclypeus* Silvestri, A., p. 176.
1909. — *H. depressa* d'Orbigny. Rhumbler ; pl. 39, fig. 24.
1914. — *H. depressa* d'Orbigny. Cushman, J. A., p. 38 ; pl. 19, fig. 5.
1921. — *H. suborbicularis* d'Orbigny. Cushman, J. A., p. 385.
1927. — *H. suborbicularis* d'Orbigny. Hofker, J., p. 70 ; pl. 35 ; pl. 36, figs. 6-12.
1930. — *H. antillarum* d'Orbigny. Cushman, J. A., p. 33 ; pl. 12, figs. 1, 2.
1949. — *H. curva* Moebius. Said, R., p. 24.
1949. — *H. suborbicularis* d'Orbigny. Said, R., p. 24 ; pl. 2, fig. 40.
1954. — *H. suborbicularis* d'Orbigny. Cole, W. S., p. 576 ; pl. 205, figs. 5-8.
1954. — *H. suborbicularis* d'Orbigny. Cushman, J. A., Todd, R. et Post, R. ; pl. 82, figs. 7, 8 ; pl. 87, fig. 2.
1957. — *H. qatarensis* Kūpper, H., p. 103 ; 6gs. 28-31.
1968b. — *H. curva* Moebius. Hofker, J., p. 34 ; pl. 12, figs. 15-20.
1968. — *H. antillarum* d'Orbigny. Moncharmont Zei, M., p. 27 ; pl. 5, figs. 3-7.
1971. — *H. suborbicularis* d'Orbigny. Hofker, J., p. 76 ; pl. 107, fig. 6.
1971. — *H. depressa* d'Orbigny. Lutze, G. F., Grabert, B. et Seibold, E., p. 23 ; pl.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Description : Hétérostégine involute épaisse à spire variable. Les formes B atteignent 1,5 cm de diamètre quand elles sont parfaitement conservées, les formes A ne dépassent pas 5 mm de diamètre. Ornementation du type « rectangulaire », c'est-à-dire par un épaississement à faible relief des sutures septales primaires et secondaires. Le cordon marginal ne fait pas de relief particulier. Il y a plusieurs granules interseptaux à faible relief sur les parois latérales perforées des logettes. Le bombement axial des coquilles est toujours très marqué chez les deux générations. La prolongation alaire du septum est brusquement recourbée en arrière. Elle ne dépasse guère la moitié du tour précédent en contournant une ou deux loges précédentes. La variabilité frappante du test, analogue à celle des *Operculina ammonoides*, se reflète surtout dans les tours externes dont le pas varie du simple au double.

La coupe équatoriale révèle chez les formes microsphériques une spire juvénile serrée de 2 — 3 tours avec une trentaine de septes operculinoïdes suivant la microsphère d'un diamètre de 10 — 20 µm. Chez les formes mégalosphériques, le proloculus (60 — 100 µm de diamètre) est suivi de 12 à 16 loges operculinoïdes. Chez les deux générations, une loge dont l'extrémité marginale touche le cordon marginal à l'endroit où la spire atteint un rayon de 1 mm, comporte une dizaine de logettes. Les logettes sont isométriques dans les tours internes, légèrement plus hautes que larges dans les tours externes.

Le système des stolons, décrit en détail p. 27 ; texte, fig. 7C, consiste en un Y dans le plan médian du test. Les deux branches de l'Y sont proximales. Elles peuvent être tordues un peu en dehors du plan médian de la coquille (pl. 54, fig. 4). Les canaux suturaux dans les sutures primaires et secondaires sont simples, sans bifurcation, comme chez *H. tuberculata* (texte, fig. 9E).

Rapports et différences : Il est difficile de séparer *H. depressa* des espèces fossiles de ce groupe qui de toute manière doit être révisé. Les dimensions des stades juvéniles sont indiquées ci-dessous sous forme de tableau qui illustre les difficultés que l'on rencontre si l'on veut interpréter les données de la littérature :

	Diamètre du proloculus	Nombre des septes operculinoïdes.
H. depressa d'Orbigny, 1826 (récente)	60-100 µm	12-16
H. duplicamerata Cole, 1957 (Miocène)	80-150 µm	2-10
H. cf. *depressa* d'Orb. Tan Sin Hok, 1932, p. 136 ; pl. 1, figs. 7-9 (Oligocène)	100 µm	3-4
H. « *subor bicularis* d'Orb. » Cole, 1957b, p. 762 ; pl. 235, figs. 14-20 (Éocène supérieur)	70- 90 µm	14-24
H. aequatoria Cole, 1957b (Éocène supérieur)	30- 50 µm	11-15

Les chiffres du tableau démontrent que ce groupe n'est pas homogène et ne subit pas une transformation linéaire des dimensions du népionte au cours de l'évolution. Les complications y sont sans doute du même ordre que celles qui régissent l'évolution des *Cycloclypeus* (Tan Sin Hok, 1932) mais le matériel disponible est beaucoup trop restreint pour que l'on puisse envisager une étude quantitative similaire.

Répartition : Cosmopolite dans les mers tropicales. En Méditerranée, *H. depressa* est restreinte à la côte d'Israël et du Liban. Je ne l'ai pas trouvée en Crète. Détails sur la répartition géographique : voir liste synonymique. Très peu de données existent sur la répartition stratigraphique de cette espèce.

Fig. 50. — *Heterostegina depressa* d'Orbigny. Formes mégalosphériques et microsphérique (C), coupes équatoriales × 20.

A-C : Spécimens à spire lâche. Actuel. Gezîret Fara'oûn, Elat, Mer Rouge, éch. 71051, 91 m de profondeur.

D : Spécimen à spire serrée. Actuel. Elat, Mer Rouge, éch. 71037, 60 m de profondeur.

E-G : Spécimens à petit proloculus provenant de la Méditerranée actuelle. Au large d'Akko, Israël, 40 m de profondeur.

H-J : Spécimens fossiles de l'Océan Indien. Pleistocène. Sondage Marankaju I 280 — 300 m, Mahakam, Kalimantan (Bornéo), Indonésie.

Source : MNHN, Paris

Cole (1957b) affirme qu'elle s'étend depuis l'Éocène supérieur jusqu'aux temps actuels. Tan Sin Hok (1932) proposa même de réunir les espèces priaboniennes *H. reticulata* et *H. helvetica* avec *H. depressa* récente. Je ne voudrais pas prendre position en ce qui concerne ces questions avant que l'on ait plus de matériel miocène à disposition et avant que l'on puisse mieux interpréter la variabilité de l'espèce actuelle et ses rapports avec les facteurs écologiques discutés p. 40.

Les nummulites actuelles, *N. cumingii*, et leurs prénécesseurs

Dans le Pacifique et l'Océan Indien actuels, on n'a trouvé jusqu'ici qu'une seule espèce operculiniforme à trabécules transverses décrits jadis par Carpenter (1860) sous le nom d'*Amphistegina cumingii*. La disposition des canaux y est identique à celle des nummulites paléogènes. La disposition des loges est involute ; les prolongations alaires des loges sont relativement volumineuses et les septes sont inclinés à la manière des nummulites simples, de petite taille, du Paléogène. L'allure de la spire cependant est particulière ; les derniers tours deviennent plus lâches.

L'origine phylogénétique est assez obscure mais Hanzawa et Hashimoto (1970, p. 221 ; pl. 36, figs. 1-5) décrivent une « *Operculina* » *subglobosa* du Miocène inférieur des Philippines dont l'allure de la spire et des septes en coupe équatoriale et le volume des prolongations alaires des loges en coupe axiale rappellent la morphologie des *N. cumingii*. Les figures données par les auteurs ne permettent pas de reconnaître la disposition des canaux suturaux. Cette forme atteint 2,5 mm de diamètre. La mégalosphère est petite, mesurant 75 µm de diamètre. Les proportions du test rappellent par conséquent celles des formes primitives qui marquent les débuts des rameaux phylétiques chez les nummulites et les operculines. Les analogies de la morphologie générale chez les espèces *subglobosa* et *cumingii* sont si étroites que je n'hésite pas à attribuer l'espèce *subglobosa* au genre Nummulites et de la considérer comme précurseur direct des *N. cumingii*. Des formes intermédiaires au Miocène moyen ne sont pas connues.

Nummulites cumingii (Carpenter), 1860.
(Pl. 10, figs. D, E ; pl. 55-57, texte, fig. 51).

? 1798. — *Nautilus venasus* Fichtel, L. et Moll, J., p. 59 ; pl. 8, figs. e-h.
1860. — *Amphistegina cumingii* Carpenter, W. B., p. 32 ; pl. 5, figs. 13-17 ; pl. 6, figs. 5, 6.
1862. — *Nummulina cumingii* (Carpenter). Carpenter, W. B., p. 241, note infrsp. p. 456, p. 266.
non 1884. — *Nummulites cumingii* (Carpenter). Brady, H., p. 749 ; pl. 112, figs. 11-13.
1939. — *Operculinella cumingii* (Carpenter). Hanzawa, S., p. 228 ; pl. 15, figs. 6-8 ; pl. 16, figs. 1, 2.
1939. — *Operculina* sp. ; Hanzawa, S., p. 229 ; pl. 15, fig. 9 ; pl. 16, figs. 8, 9.
1959. — *Operculina venosa* (Fichtel et Moll). Cole, S. W., p. 361 ; pl. 28, figs. 12-14, 17, 18 ; pl. 29, figs. 1, 2, 18, 13, 14 ; pl. 30, figs. 1, 9, 10 ; pl. 31, fig. 1.
1961. — *Camerina venosa* (Fichtel et Moll). Cole, S. W., p. 114 ; pl. 14, figs. 18, 19.
1961. — *Operculinella cumingii* Carpenter. Golev, B. T., p. 112 ; pl. 1, figs. 1-5.
1961. — *Operculina venosa* (Fichtel et Moll). Golev, B. T., p. 112 ; pl. 2, figs. 1-4.
non 1962. — *Paleonummulites cumingii* (Carpenter). Eames et al., p. 50 ; pl. 1, figs. C-E.
1966. — *Camerina venosa* (Fichtel et Moll). Cole, S. W., p. 248 ; pl. 24, fig. 2.

Synonymie : Le nom *Nautilus venasus* Fichtel et Moll, 1798 est utilisé souvent pour désigner des grands foraminifères actuels, planispiralés involutes avec un cordon marginal ou avec une structure marginale analogue. Par conséquent, l'on a désigné par ce nom des formes A involutes d'*Operculina ammonaides*, des formes A d' « *Operculinella* » *cumingii* ou des amphistégines lenticulaires avec canaux marginaux du type *A. lessonii* Brady (1884 partim, pl. 111, fig. 3 ; non d'Orbigny, 1826) dont l'appel-

Source : MNHN, Paris

lation serait à revoir. R. Said (1949) identifie *N. venosus* avec une amphistégine du type *A. radiata*, S. Cole (1959, 1961) utilise le nom pour *N. cumingii* en se référant à la figure originale.

Le matériel originel de Fichtel et Moll provenant d'une coquille de la « Mer d'Arabie » a été revu par A. Rosenkrands-Larsen (communication personnelle) et consiste en un seul spécimen mal conservé et sectionné. Dans son matériel provenant du détroit de la Sonde, Rosenkrands choisit un spécimen qu'il considérait analogue du type de Fichtel et Moll. Le spécimen de Rosenkrands doit être identifié comme *N. cumingii*, forme A. Or, dans la partie occidentale de l'Océan indien, en Mer Rouge et dans le Golfe persique, *N. cumingii* n'a pas encore été identifiée avec certitude. Je pense que *N. cumingii* fait partie de la faune pacifique qui ne pénètre pas dans la partie occidentale de l'Océan Indien comme *Alveolinella* par exemple, et que par conséquent, le type de Fichtel et Moll représente plutôt la variante involute d'*O. ammonoides*. Quoiqu'il en soit, je plaiderais ici pour déclarer le nom *venosus* comme inutilisable au profit soit du nom *O. ammonoides* (prioritaire de toute façon) soit du nom *N. cumingii*, très bien défini et illustré par Carpenter en 1860.

Description : Nummulites simples, lenticulaires, striées, à sutures septales plus ou moins radiaires dans les stades juvéniles, de plus en plus recourbées dans les stades adultes des formes microsphériques en particulier. Dans un même tour de spire, les prolongations alaires n'ont pas toutes la même longueur ; certaines n'atteignent pas la zone axiale du test.

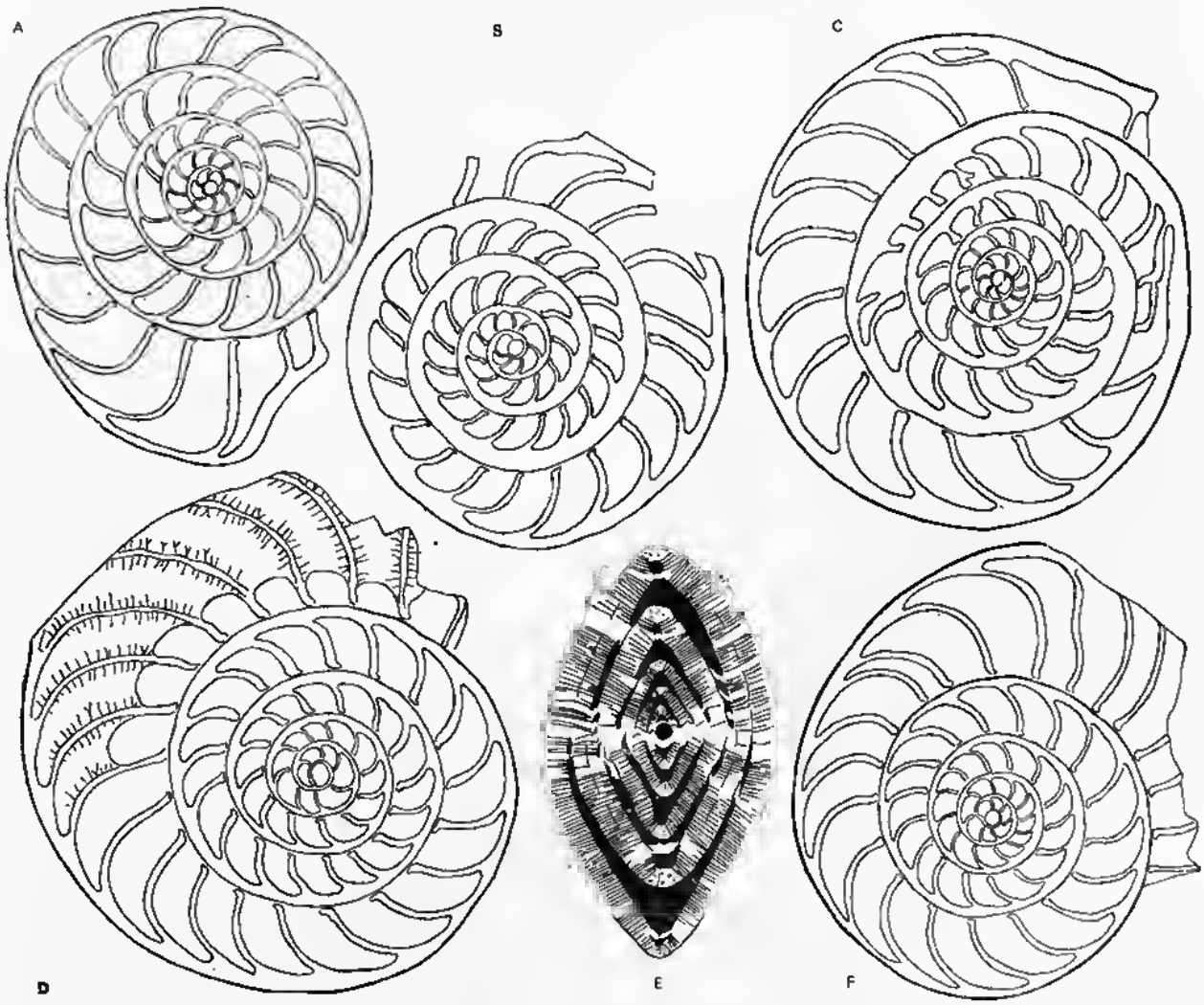


Fig. 51. — *Nummulites cummingii* (Carpenter). Formes mégalosphériques, coupes équatoriales et axiale (E), × 20. Actuel. Sarawak, Bornéo. Océan Indien.

Source : MNHN, Paris

Comparés à une operculine, le cordon marginal et les septes sont particulièrement épais dans le plan équatorial du test. Les stolons supplémentaires sont rares et irrégulièrement répartis sur les septes des loges juvéniles. Dans les tours adultes des formes microsphériques, ils s'alignent plus ou moins dans le plan médian de la coquille sans que le « septal flap » soit plissé (pl. 56, fig. 3). Dans la prolongation alaire des loges, on trouve assez régulièrement des passages latéraux d'une loge à la suivante (pl. 56, fig. 2) formés par un décollement latéral du septum. Le système des canaux est analogue à celui des nummulites paléogènes, mais les canaux trabéculaires sont relativement courts (pl. 56, fig. 5).

Dans le matériel à notre disposition, le diamètre de la mégalosphère varie de 100 — 150 µm. Un tour atteignant 1 mm de rayon correspond à peu près au dernier stade de croissance avant le déploiement final de la spire. Il se compose de 15 — 18 (moyenne 16) loges.

Cette fréquence des loges correspond à celle des types décrits par Carpenter, 1860. Or, dans sa révision de l'espèce, Hanzawa 1939 décrit des formes à stades de croissance particuliers où les septes sont très espacés. Il y en a une dizaine par tour dans un stade de croissance comparable. Je ne pense pas qu'il s'agisse là d'une espèce particulière (qui justifierait peut-être le maintien du genre *Operculinella*) mais plutôt d'une variante écologique. Ce n'est qu'au moyen d'un matériel récolté par un plongeur que l'on pourra trancher définitivement la question.

Répartition : Mers actuelles autour des Iles de l'Indonésie et des Philippines.

Nummulites operculiniformes du Paléogène

L'argumentation de ce travail en ce qui concerne la phylogénèse des foraminifères operculinoïdes ne résisterait pas à la critique sans la démonstration d'un certain nombre d'espèces operculiniformes à trabécules transverses. La présence des trabécules étant déclarée plus loin (p. 143) comme caractère déterminant le genre *Nummulites*, les espèces operculiniformes à trabécules sont décrites ici sous ce nom générique. Leur description typologique détaillée ici doit cependant servir au lecteur pour qu'il puisse juger lui-même si l'ensemble des caractères morphologiques permettrait de redistribuer les espèces de ce groupe dans les rameaux phylétiques voisins des operculines s. str. ou s'il est raisonnable d'en faire un ou deux groupes à part. Le deuxième cas est proposé ici. Il est un argument important pour attribuer une valeur générique à la présence de trabécules transverses.

Ce groupe de nummulites operculiniformes a partagé le sort des operculines s. str. au cours de l'histoire de la micropaléontologie, car le mode de préparation doit être le même. On ne peut faire éclater les coquilles au feu sans les détruire. Il faut les user à l'émeri pour faire des sections équatoriales et tenir compte des ondulations fréquentes du test en interprétant les coupes.

Les espèces décrites dans ce chapitre ont en commun leurs trabécules. En outre, leur spire lâche et l'allure de leurs septes relativement droits et radiaires confèrent à leur section équatoriale un caractère « d'operculine » qui les distingue de la majorité des nummulites. A l'extérieur cependant, le tracé des filets cloisonnaires reflète, malgré l'irrégularité de ce caractère, l'origine involute de ces formes extrêmement plates, ce qui les différencie de la majorité des operculines s. str.

On peut combiner facilement trois espèces de ce groupe en une lignée phylogénétique qui me paraît évidente : *N. rockallensis* de l'Ilerdien inférieur serait suivi de *N. spirectypus* de l'Ilerdien moyen et supérieur et de *N. bombitus* n. sp. du Cuisien. A l'état actuel des connaissances je ne peux affirmer si *N. oblaticus* n. sp. de l'Ilerdien inférieur et moyen représente un intermédiaire valable entre *N. rockallensis* et *N. spirectypus* ou s'il appartient à une lignée particulière (fig. 52).

« *O.* » *gigantea* du Cuisien est la seule espèce totalement évolute possédant des trabécules. Son interprétation phylogénétique est difficile parce que l'on ne connaît que sa génération microsphérique. On pourrait la considérer comme un représentant final d'une lignée de formes extrêmement plates et lisses dont *O. oblaticus* ferait partie à l'Ilerdien inférieur. Des formes intermédiaires cependant entre ces deux espèces ne sont pas connues.

Nous ajoutons provisoirement à ce groupe « *O.* » *semiinvoluta* de l'Ilerdien de la Crimée. Les tests sont légèrement silicifiés de sorte que l'on ne peut déterminer la présence ou l'absence des tra-

Source : MNHN, Paris

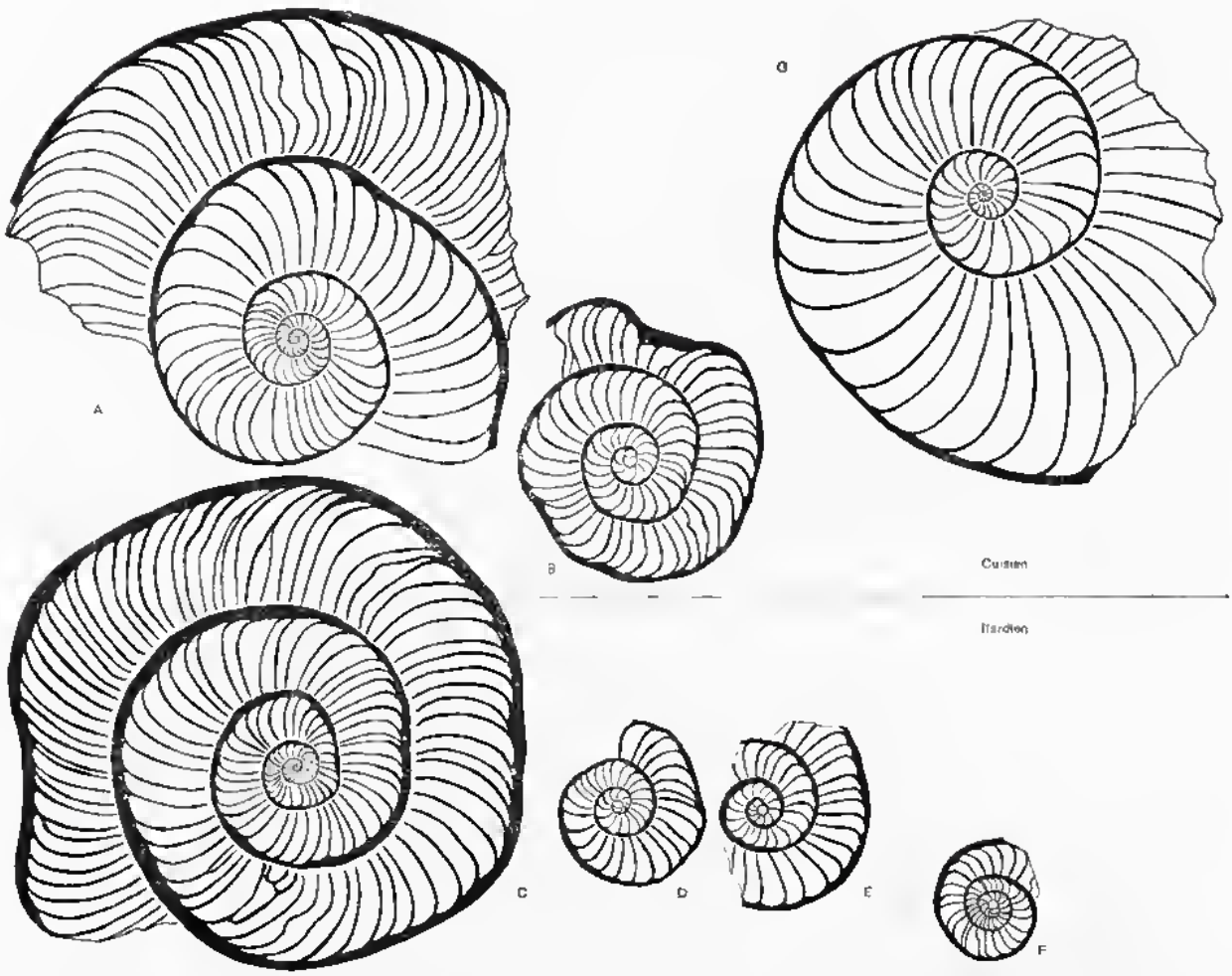


FIG. 52. — *Nummulites operculiniformes*. Coupes équatoriales, × 5.

A, B : *N. bombitus* n. sp., formes A et B. Benidorm, Alicante, Espagne méridionale. Cuisien.

C-E : *N. spirectypus* Doncieux, formes A et B. Mt. Cayla, Aude, Aquitaine occidentale, éch. 8, 17 in Hottinger 1958, pl. 1. Ilerdien moyen.

F : *N. rockallensis* Van Hinte et Wong, forme A. Paratype d'après Van Hinte et Wong, 1975, pl. 3, fig. 3. Ilerdien inférieur.

G : *N. giganteus* (Mayer-Eymar), forme B. Benidorm, Alicante, Espagne méridionale. Cuisien.

bécules. L'allure de la spire et des septes ne permet pas de la rattacher à aucun des groupes d'operculines. La courbure des septes en particulier est voisine de celle des *N. exilis*, mais l'ornementation curieuse d' « *O.* » *semiinvoluta* ne correspond à aucune espèce de nummulites.

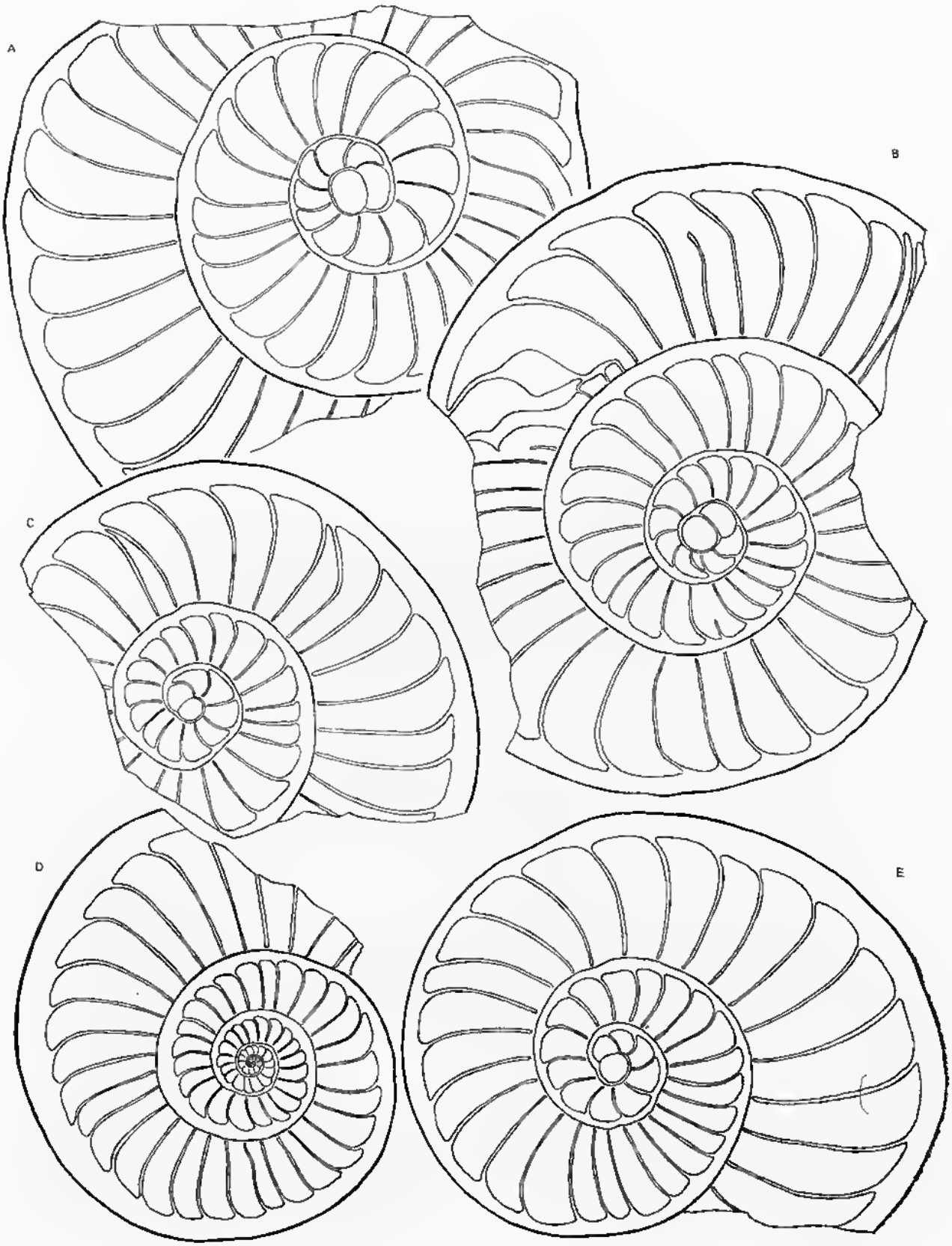
Nummulites spirectypus Doncieux, 1926.
(Pl. 58-60 ; texte, figs. 52C-E, 53).

1926. — *N. spirectypa* Doncieux, L., p. 45 ; pl. 4, figs. 11-17 ; pl. 6, fig. 8.

1973. — *N. exilis* Douvillé. Massieux, M., *pars*, p. 91 ; pl. 13, fig. 12, *non* pl. 13, figs. 1-11, 13-15.

1973. — *N. spirectypus* Doncieux, Kapellos, C., p. 64, *pars* ; pl. 40, fig. 3 ; texte, figs. 80, 82 ; *non* figs. 79, 81, 83, 84.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Lectotype : Exemplaire microsphérique figuré par L. Doncieux 1926, pl. 4, fig. 11, provenant de Coustouge.

Localité type : Coustouge, Corbières (Aude, France méridionale).

Niveau type : Couches à *Nummulites atacicus* (voir Hottinger 1960, p. 198 ; texte, fig. 104, couches 2-4). Zone à *Alveolina corbarica*, Ilerdien moyen.

Diagnose : Nummulites de taille moyenne dont les formes B atteignent un diamètre de 1,8 cm et les formes A 8 mm environ. Les coquilles sont à peine involutes ou totalement évolutes dans les tours externes, lisses. Elles ne sont ornées que dans la partie axiale, involute par un pilier ornemental central entouré de quelques granules. La partie involute forme un bombement axial dont l'ampleur est très variable. Les filets septaux peuvent y être épaissis. Le cordon marginal est relativement épais et forme un relief visible de l'extérieur dans les derniers tours. Ce relief ainsi que celui du bombement axial peuvent être exagérés par la fréquente compression latérale des parois fragiles et minces lors de la compaction du sédiment (pl. 58, fig. 7). A l'exception des tours juvéniles involutes, les prolongations alaires des loges sont recourbées en arrière en recouvrant au maximum la moitié du tour précédent. Dans les derniers tours, elles ne recouvrent souvent que le cordon marginal. L'épaisseur du cordon correspond à un cinquième environ de la hauteur de la loge. Les septes sont droits et radiaires dans la partie proximale, recourbés en arrière dans la partie marginale de la loge. Les topotypes microsphériques en ont environ 30 par tour atteignant un rayon de 2,5 mm.

Les formes A sont caractérisées par un diamètre de la mégalosphère de 250 µm en moyenne (limites de variabilité 200 — 350 µm). Il y a 22 — 27 (moyenne 24) septes par tour atteignant 2 mm de rayon. L'ornementation des formes A est souvent très faible, quelquefois absente.

Discussion : *N. spirectypus* Doncieux était conçue d'une manière assez large par Doncieux qui ne connaissait des Nummulites de ce type que dans un seul niveau stratigraphique correspondant à l'Ilerdien moyen. Pour mieux différencier cette forme ilerdienne par rapport aux nummulites du groupe *N. exilis*, il est nécessaire de fixer un type que nous choisissons parmi les exemplaires originaux figurés par des photos excellentes de Doncieux (1926). Le choix du lectotype est fait en fonction de nos connaissances sur l'existence d'une lignée phylétique parallèle à celle des *N. exilis*. Ainsi, nous réservons la désignation *N. spirectypus* à des formes à spire lâche et à cordon marginal épais.

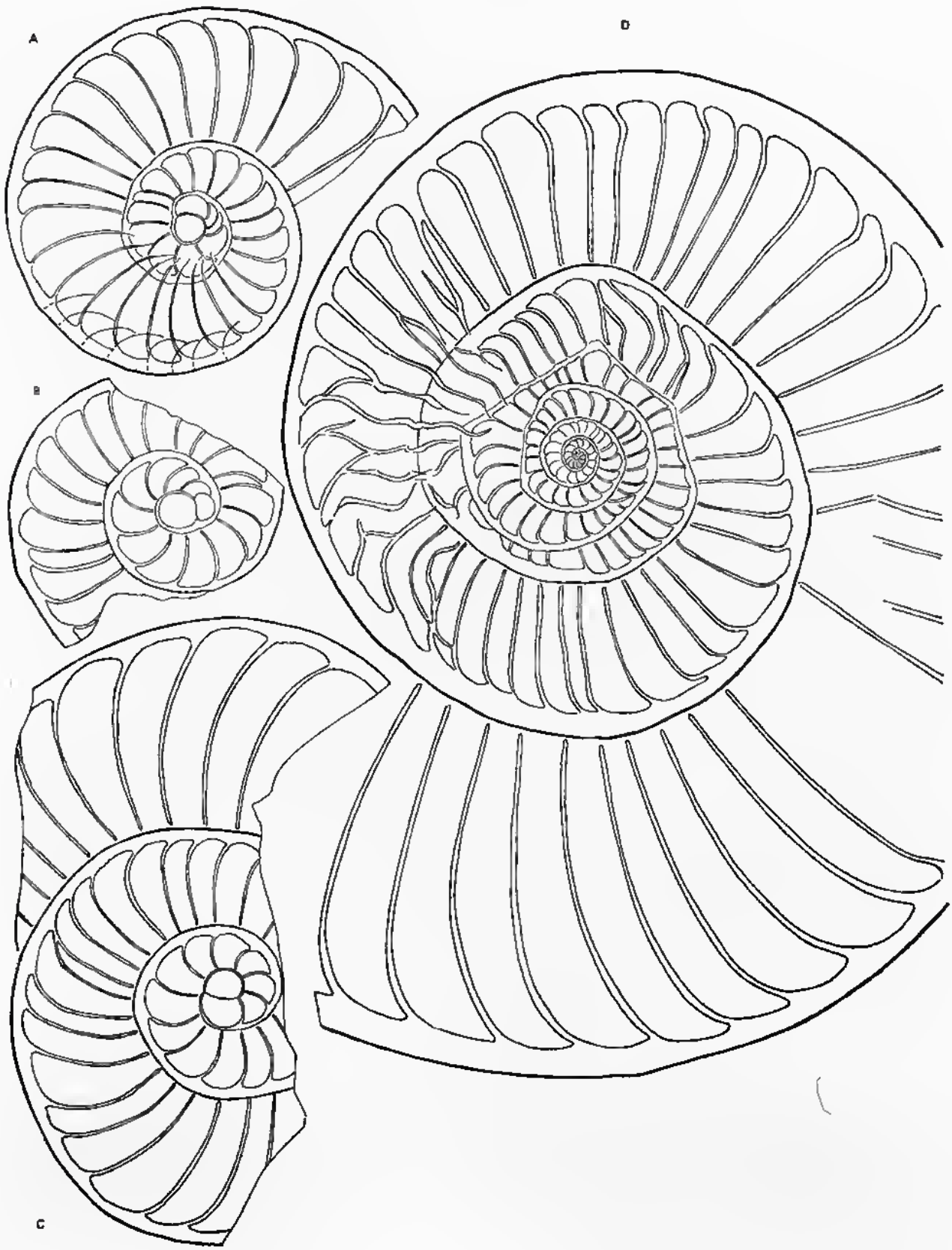
J'avais rapproché en 1964 (p. 1018) cette nummulite de *Ranikothalia torifera* de Cizancourt à cause de l'épaisseur du cordon marginal et de l'allure lâche de la spire. Ce rapprochement est erroné puisque la structure plus intime du test des *N. spirectypus* est celle d'une nummulite, à trabécules transverses atteignant presque la ligne médiane de la paroi latérale tandis que les *Ranikothalia* de taille similaire n'ont pas de trabécules mais une double rangée d'ouvertures suturales situées le long de la suture septale. La similitude frappante de l'allure de la spire et des septes (comparer pl. 17, fig. 1 et pl. 58, fig. 1) correspond sans doute à une répartition écologique similaire, à l'extrémité inférieure de la zone euphotique. Elle correspondrait à celle des grandes operculines et hétérostégines plates dans les mers actuelles (voir p. 37).

Répartition : Ilerdien moyen des Pyrénées (voir légendes des figures) et des Alpes (voir liste synonymique).

Fig. 53. — *Nummulites spirectypus* Doncieux. Coupes équatoriales, × 20. Ilerdien moyen.

A : Forme mégalosphérique de grande taille. Benabarre, versant Sud des Pyrénées centrales, Espagne septentrionale.
B : Forme mégalosphérique. Mt. Cayla (éch. 8, Hottinger 1958, pl. 1), Aude, Aquitaine orientale, France.
C : Forme mégalosphérique. Coustouge, Corbières, Aude.
D : Forme microsphérique, tours internes. Bassin de Tremp, coupe de St. Adrià (éch. 779, Ferrer et al. 1973), Espagne septentrionale.
E : Forme mégalosphérique. Mt. Cayla (éch. 8), Aude.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Nummulites bombitus n. sp.
(Pl. 61 ; texte, figs. 52A, B, 54).

Holotype : Exemplaire microsphérique figuré pl. 61, fig. 1, grossi 5 × (!) Muséum Budapest.
Localité type : Dikilitas près Varna, Bulgarie.
Niveau type : Cuisien, Éocène inférieur (voir Bombita, 1957).
Dérivation du nom : en honneur de G. H. Bombita, grand connaisseur du Nummulitique de la Roumanie et de sa biostratigraphie.

Synonymie :

1963. — *Ranikothalia* sp. Van Hinte, J., p. 125 ; pl. II, fig. 2 ; pl. 20, fig. 2.
1966. — *Operculina ammonea* Leymerie. Dieni, I. et al., p. 172 ; pl. 4, figs. 14, 16.
1968. — *Nummulites spirectypus* Doncieux. Martini, J., p. 51 ; fig. 4/1.

Diagnose : Nummulite de taille moyenne dont les formes B atteignent un diamètre de 2,5 cm environ et les formes A 1,5 cm. Tours juvéniles involutes, tours externes modérément involutes à évolutes. Ornementation restreinte à un pilier central et à quelques granulations qui se confondent avec les filets cloisonnaires épaissis dans la zone axiale du test. Les prolongations alaires des loges sont fortement inclinées en arrière provoquant l'aspect externe tourbillonné de cette nummulite. Elles ne recouvrent cependant que la moitié du tour précédent. Le bombement axial est variable. Spire lâche dès le commencement, n'augmentant son pas que lentement dans les tours externes. Septes droits, rapprochés, recourbés dans la partie marginale. Le rayon de la courbure marginale du septum est relativement court dans le plan équatorial du test, il devient plus long dans le plan tangentiel. C'est pourquoi les plaques minces taillées dans les spécimens souvent un peu ondulés fournissent un aspect plus irrégulier des septes qu'ils ne sont en réalité. Dans la génération microsphérique, l'on compte 40 septes environ dans un tour atteignant 2,5 mm de rayon. Les formes A en ont 22 à 24 par tour atteignant 2 mm de rayon. Le diamètre de la mégalosphère varie de 250 — 350 µm.

Rapports et différences : *N. bombitus* est très voisine de *N. spirectypus*, son prédécesseur phylogénétique, par son ornementation, l'allure de sa spire à cordon marginal épais, par l'allure des septes et par la disposition presque évolute des loges dans les tours externes. Elle s'en distingue par son aspect externe plus tourbillonné à la suite d'un angle plus aigu des prolongations alaires par rapport à la ligne médiane des loges. La spire s'ouvre moins vite dans les derniers tours de la forme B en particulier et le test est en général plus grand.

N. bombitus se distingue des nummulites totalement involutes à spire lâche, et en particulier de *N. irregularis* Deshayes (voir H. Douvillé 1919, p. 69) avec laquelle elle coexiste à Bos d'Arros par exemple, par sa spire plus lâche, et ses septes plus droits et operculiniformes. *N. murchisoni* Brunner (voir Schaub 1951, p. 194) est totalement involute aussi. Comparé à celui de *N. bombitus*, le rayon de courbure marginale des septes y est beaucoup plus grand.

Répartition : *N. bombitus* n. sp. dont la localité type est située en Bulgarie, est connue en outre dans les Alpes méridionales, au Sonnberg en Carinthie (shelf méridional de la Téthys), dans les Alpes subalpines savoyardes et en Sardaigne (shelf septentrional de la Téthys), dans les Pyrénées occidentales (Bos d'Arros) et dans les Cordillières Bétiques (Subbétique) en Espagne méridionale. Tous les gisements ayant fourni *N. bombitus* sont datés du Cuisien inférieur ou moyen par des nummulites, des « assilines » ou des alvéolines.

Fig. 54. — *Nummulites bombitus* n. sp. Coupes équatoriales, × 20. Varna, Bulgarie. Cuisien.
A : Forme A incomplète, coupe non centrée montrant le dépassement des prolongations alaires involutes sur le tour précédent.
B : Forme A, tours internes
C : Forme A.
D : Forme B, régénérée dans les tours internes.

Source : MNHN, Paris

Nummulites oblaticus n. sp.
(Pl. 62, figs. 1-9 ; texte, fig. 55).

Holotype : Spécimen microsphérique figuré pl. 62, fig. 6.

Localité type : Areny, vallée du Rio Noguera Pallaresa, Bassin de Tremp, Catalogne, Espagne septentrionale (voir Ferrer et al. 1973, tableau h. t. 1).

Niveau type : Marnes à *Pattalophyllia*, formation d'Ager. Zone à *Alveolina ellipsoidalis*, Ilerdien inférieur.

Dérivation du nom : de *panis oblaticus* ; plat comme une hostie.

Synonymie : *Nummulites* n. sp. Hottinger in Van Hinte et Wong, pl. 3, figs. 4, 6.

Diagnose : Nummulite involute, particulièrement plate, à peine plus épaisse dans la zone axiale que dans les tours externes. Ornementation absente à l'exception de quelques granules fins dans la zone axiale. Ceux-ci ne sont visibles qu'en coupe tangentielle. Pas de pilier central. Spire équatoriale lâche. Septes hauts, minces, droits dans la partie proximale, assez brusquement recourbés dans la partie périphérique. La partie proximale est radiaire dans les premiers tours, un peu inclinée en arrière dans les tours adultes des formes B surtout. On y compte 34 — 40 septes par tour atteignant un rayon de 2,5 mm. La prolongation alaire des loges est assez régulièrement radiale, à peine ondulée, recouvrant entièrement au moins le tour précédent. Le cordon marginal est relativement mince. Son épaisseur correspond à un dixième environ de la hauteur de la loge.

Les formes A sont caractérisées par l'absence de toute ornementation. Embryon de type isolepidin avec une mégalosphère variant de 130 — 200 (moyenne 175) µm de diamètre. Le tour atteignant un rayon de 2 mm compte 24 — 31 (moyenne 26) loges. L'allure des septes rapprochés et droits et l'épaisseur du cordon marginal sont analogues à ceux des formes B.

Rapports et différences : Cette nummulite est tellement plate qu'il est difficile de dégager sa spire équatoriale en la faisant éclater au feu. Les coupes équatoriales préparées en plaque mince étant difficiles à comparer avec les préparations ordinaires des Nummulites, nous représentons ici des plaques minces de nummulites du groupe *N. exilis* pour faciliter la comparaison (pl. 62, figs. 11, 12).

N. oblaticus possède une spire plus lâche et des septes plus radiaires et plus rapprochés que ceux des *N. exilis* et leurs alliées. Comparée à *N. spirectypus*, sa spire est plus serrée, dans la forme B surtout, ses septes sont plus rapprochés et son cordon marginal est moins épais. Son ornementation est beaucoup plus réduite, sans pilier central.

Répartition : Faciès marneux le plus externe, à operculines et discocyclines du bassin de Tremp, Catalogne. Répartition biostratigraphique : voir Van Hinte et Wong 1975, texte, fig. 6 ; Paléocène supérieur.

Nummulites giganteus (Mayer-Eymar), 1876.
(Pl. 2C, 63-65 ; texte, fig. 52G).

1876. — *Operculina gigantea* Mayer-Eymar, K., appendix p. 23 ; pl. 1, figs. 4, 5.
1961. — *Operculina gigantea* Mayer. Nemkov, G. et Barkhatova, N. N., *pars*, p. 118 ; pl. 10, fig. 10 ; *non* figs. 6-8.
1964. — *Operculina gigantea* Mayer. Hottinger, L., p. 1019.
1965. — *Operculina gigantea* Mayer. Barkhatova, N. et Nemkov, G. ; pl. 14, fig. 10 ; pl. 15, figs. 1-7 (formes B).
? 1965. — *Operculina ammonea* Leymerie. Barkhatova, N. et Nemkov, G. ; pl. 13, figs. 15, 16 (formes A ?).
1967. — *Operculina gigantea* Mayer. Nemkov, G., *pars*, p. 262 ; pl. 43, figs. 1, 3, 4 ; *non* figs. 5-7.

Source : MNHN, Paris

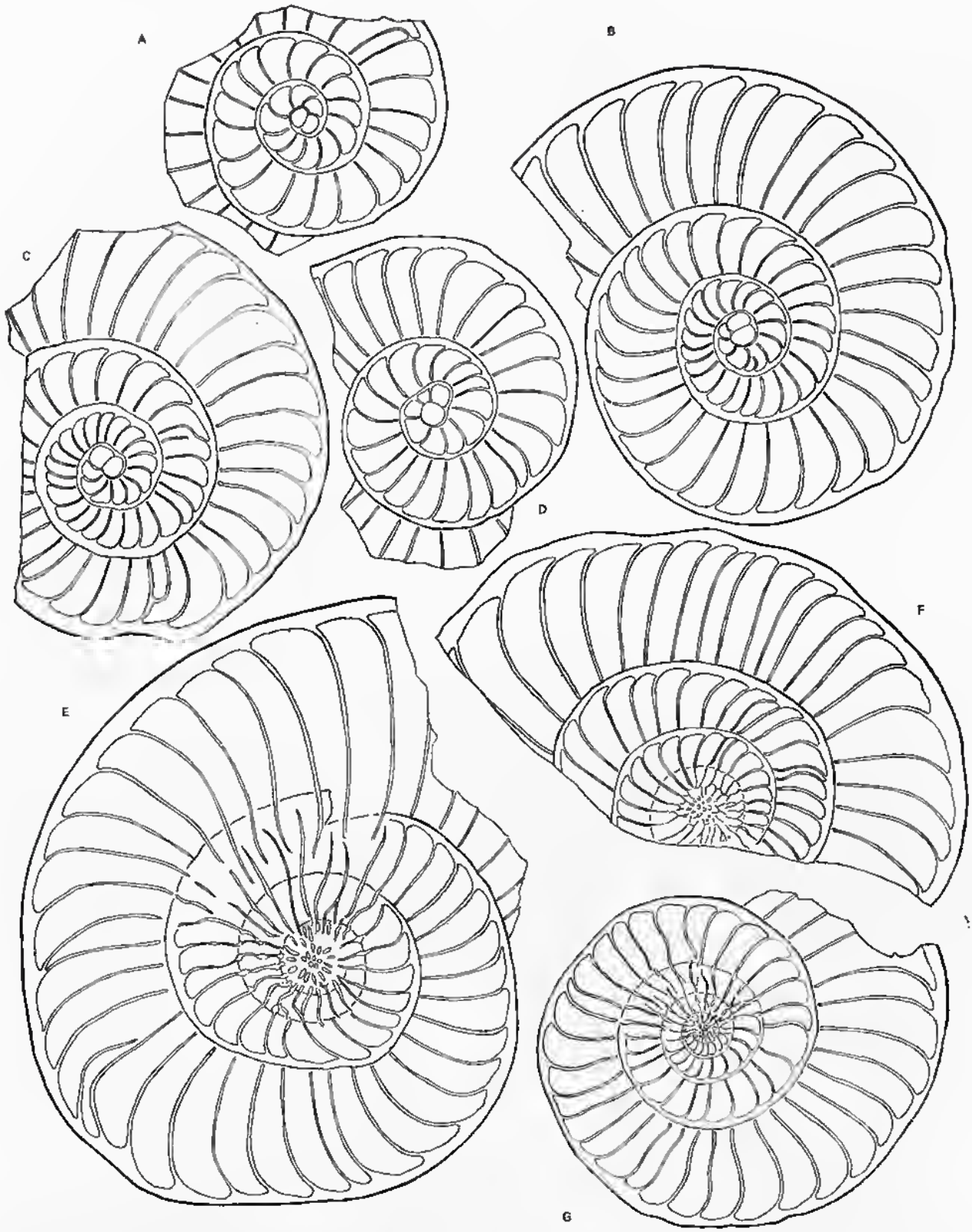


Fig. 55. — *Nummulites oblaticus* n. sp. Coupes équatoriales, × 20. Bassin de Tremp, Espagne septentrionale (voir Ferrer et al. 1973). Ilerdien moyen.

A, B : Formes A. Coupe de Tremp, éch. 557.
C : Forme A. Coupe de Tremp, éch. 558.
D : Forme A. Coupe de St. Adrià, éch. 779.
E-G : Formes B un peu comprimées et ondulées, sections imparfaitement centrées. Coupes de Tremp, éch. 565.

Source : MNHN, Paris

Diagnose spécifique émendée : Formes microsphériques operculiniformes à coquille plate, biplane, à spire extrêmement lâche. Surface latérale lisse, sans ornementation. Disposition totalement évolute des loges. Septes operculiniformes, surtout dans les stades ontogénétiques précoces. Septes nombreux, très longs dans le stade adulte, à trabécules transverses, sans plissements du septal flap. Cette forme se distingue de toutes les espèces pourvues d'un cordon marginal et possédant des trabécules par sa spire plus lâche et la disposition totalement évolute de ses loges.

Remarques : Cette nummulite facile à reconnaître par sa spire extrêmement lâche dans la génération microsphérique est rare dans les gisements connus jusqu'à présent. C'est pourquoi il a été impossible de reconnaître les rares spécimens représentant sa génération mégalosphérique dans la masse des formes A de spire lâche dominant les faunes et représentant des espèces similaires à spire lâche appartenant soit aux operculines sstr., soit à des nummulites plates des groupes de *N. distans* et de *N. spirectypus*. On ne peut exclure cependant que les « *O. ammonea* » dont l'aspect externe seulement fut figuré par Barkhatova et Nemkov (1965, pl. 15, figs. 15, 16), soient des formes A de cette espèce à moins que *O. mangyschlakensis* Ilyina, 1953 figuré par Barkhatova et Nemkov (1965, pl. 13, fig. 17) représente la génération mégalosphérique de *N. giganteus*.

Les formes microsphériques de *N. giganteus* sont caractérisées par une disposition totalement évolute des loges et par la présence de trabécules transverses bien développées (pl. 2C). La coquille est lisse et ne montre aucune ornementation. Les formes provenant de la Crimée et du Mangyschlak en URSS, figurées par les auteurs russes (voir liste synonymique) ainsi que les formes de cette région à ma disposition ont été latéralement comprimées par la compaction du sédiment encaissant. Elles montrent toutes un relief exagéré du cordon marginal et des sutures septales. Le matériel alpin dans la collection de Mayer-Eymar a conservé une surface externe latérale lisse qui correspond mieux à l'aspect externe réel de cette coquille.

La coupe équatoriale révèle, à partir d'un très jeune stade de croissance correspondant à un diamètre du test de 0,5 mm environ, des septes radiaires et droits, recourbés brusquement dans leur partie marginale (pl. 65). A partir d'un stade de croissance correspondant à un diamètre de 5 mm environ, le rayon de cette courbure du septum s'allonge brusquement. Dans les tours externes, la moitié marginale au moins du septum est recourbée. Malgré la longueur extrême des septes adultes, le septal flap n'est pas plissé. Un tour externe atteignant 2 cm de diamètre compte au moins 40 loges.

Nous choisissons ici un lectotype provenant de la collection Mayer-Eymar (pl. 63, fig. 1) pour faciliter les recherches ultérieures. Dans cette collection, il y a des exemplaires provenant des localités suivantes : localité type (d'où provient le lectotype) : Steinbach près Einsiedeln, Suisse centrale (détails : voir Jeannet, Leupold et Buck, 1935) ainsi que Gross près Einsiedeln et Heikentobel près Yberg. *N. giganteus* fut trouvée en outre à Benidorm (coupe de la plage ; Alicante, Espagne méridionale) et dans le Nummulitique de la Crimée et du Mangyschlak, URSS (détails : voir liste synonymique). Toutes ces localités sont datées du Cuisien inférieur ou moyen par la faune nummulitique récoltée à côté de *N. giganteus*.

Nummulites semiinvolutus (Nemkov et Barkhatova), 1960.
(Pl. 66 ; texte, fig. 56).

1967. — *Operculina semiinvoluta* Nemkov et Barkhatova. Nemkov, G., p. 261 ; pl. 42, figs. 1-12 ; avec synonymie.

Cette forme operculinoïde est abondante dans le Nummulitique de la Crimée, dans les « couches à *Operculina semiinvoluta* » correspondant à l'Ilerdien (voir Kapellos 1973, p. 35, fig. 11). Elle n'est pas connue ailleurs jusqu'à présent. Ici, il importe d'en compléter la description des auteurs russes par les caractères internes : cordon marginal relativement épais, correspondant à un huitième environ de la hauteur de la loge. Spire lâche mais assilinoïde, son pas n'augmentant que graduellement ou diminuant légèrement dans les derniers tours. Septes nombreux, assez irréguliers, courbés, falciformes dans les jeunes stades ontogénétiques. La prolongation alaire des loges recouvre un tiers environ du

Source : MNHN, Paris

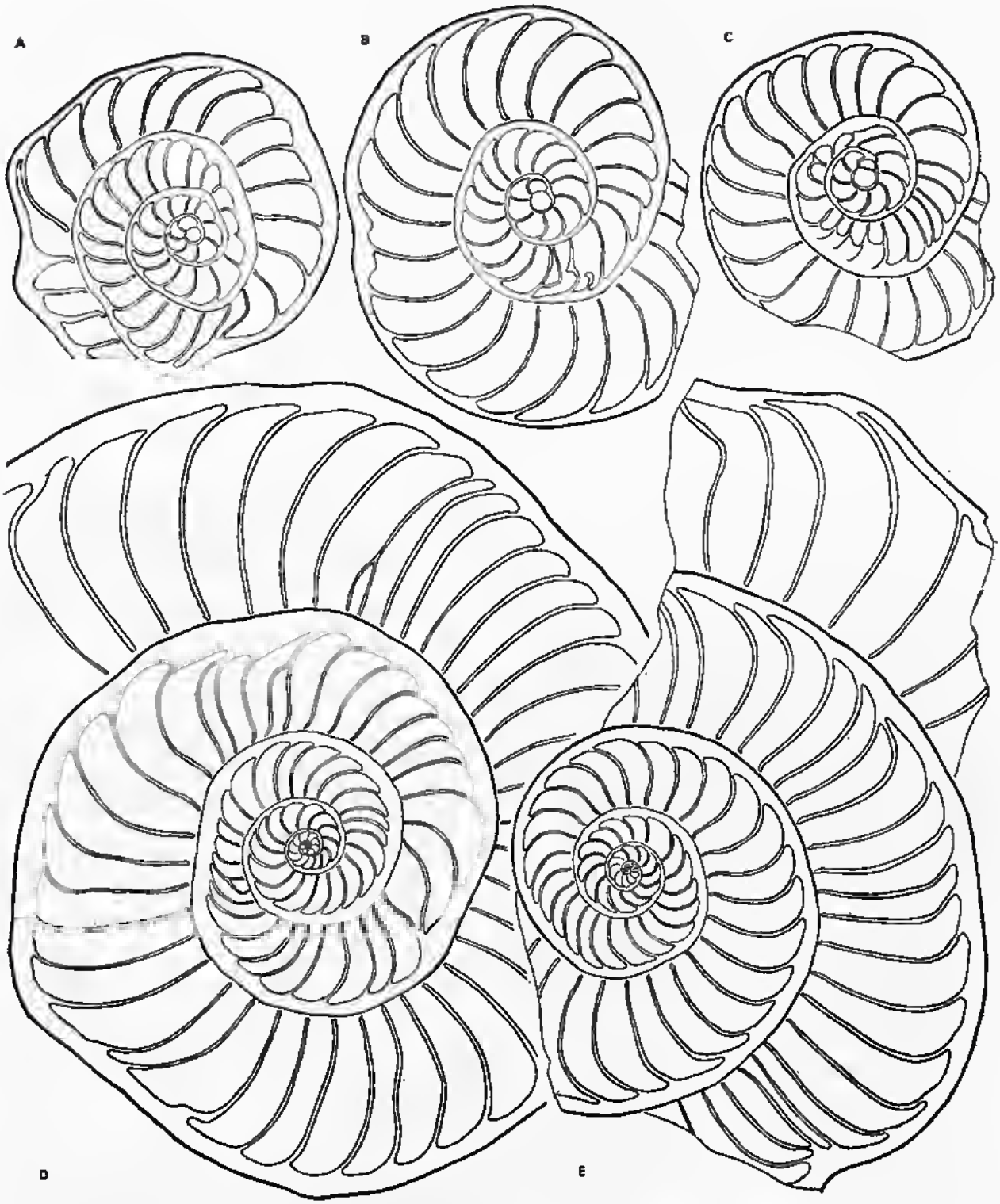


FIG. 56. — *Nummulites semiinvolutus* (Nemkov et Barkhatova). Coupes équatoriales, × 20. Topotypes de la Crimée, U.R.S.S. Ilerdien. A-C : Formes A. D, E : Formes B.

Source : MNHN, Paris

tour précédent. La prolongation alaire des septes forme un angle aigu de 10 à 20° environ vers l'arrière avec le rayon du test. Dans le plan équatorial du test, déformé dans la plupart des spécimens, les septes sont radiaires dans leur partie proximale et recourbés en arrière dans les deux tiers externes de leur longueur. De ce fait, le rayon de leur courbure est particulièrement grand.

Les formes B complètes mesurent environ 8 mm de diamètre. Elles ont 25 — 30 septes par tour atteignant 2,5 mm de rayon.

Le matériel de la Crimée mis à notre disposition par G. Nemkov est légèrement imprégné de silice. La disposition des canaux n'est pas visible dans les coupes tangentielles. L'ornementation se concentre sur la partie recourbée du septum où la zone suturale imperforée s'épaissit et forme un relief considérable tandis que les granules dans l'axe du test sont relativement petits, à relief plus faible. Ce genre d'ornementation est particulier. Je ne connais pas d'ornementation similaire ni chez les nummulites semiinvolutes du groupe de *N. exilis* par exemple ni chez les operculines sstr. Cette espèce est attribuée ici tentativement au groupe des nummulites operculiniformes à cause de l'allure courbée des septes et de la disposition semiinvolute des loges qui ne permettent pas de la rapprocher d'un des groupes d'operculines s. str. répandus à l'époque ilerdienne.

ÉVOLUTION ET CLASSIFICATION GÉNÉRIQUE

Ayant revu systématiquement la plupart des espèces de la Tethys, nous pouvons procéder à leur regroupement en genres. La conception générale du genre chez les grands foraminifères (à l'exception des fusulines) consiste à réunir les espèces appartenant à un seul type structural dans un genre. Dans la famille des *Nummulitidae* en particulier, le concept des genres actuellement en usage date du siècle dernier, époque à laquelle l'inventaire au niveau des espèces était relativement restreint. Aujourd'hui encore, l'inventaire typologique des espèces est loin d'être complet, mais leur nombre a augmenté considérablement de sorte qu'il devient impossible d'attribuer logiquement des noms de genre à une espèce particulière. Les discussions sur les critères morphologiques servant à définir un genre et sur leur délimitation n'ont jamais cessé depuis cent ans. Il est inutile de discuter en détail les arguments variés des auteurs en ce qui concerne la définition des genres des nummulitidés. Je me borne à citer en ordre chronologique ceux qui me paraissent les plus importants. (Les détails bibliographiques se trouvent dans l'index). Les genres qui y sont particulièrement discutés, figurent entre parenthèses.

1927 : Wengen	(*Nummulinidae*)
1944 : Caudri	(*Ranikothalia*, *Sulcoperculina*, *Miscellanea*)
1953 : Cole	(*Nummulites*, *Operculina*, *Operculinoides*)
1959 : Cole	(*Operculina*, *Operculinella*, *Operculinoides*)
1959 : Nagappa	(*Operculinoides*)
1960 : Drooger	(*Rotaliidea*)
1961 : Cole	(*Operculina*)
1961 : Golev	(*Operculina*, *Operculinaides*)
1961 : Schaub	(*Nummulites*, *Assilina*, *Operculina*)
1962 : Hanzawa	(*Nummulitidae*)
1964 : Cole in Loeblich et Tappan	(*Nummulitinae*)
1965 : Golev	(*Operculina*, *Nummulites*, *Assilina*)
1966 : Cols	(*Nummulites*, *Assilina*, *Operculina*, *Ranikothalia*, *Operculinoides*)
1972 : Blondeau	(*Ranikothalia*, *Nummulites*, *Assilina*)

Source : MNHN, Paris

Les noms de genres utilisés pour regrouper les espèces appartenant à la famille des *Nummulitidae* (définie par la présence d'un cordon marginal) sont réunis dans le « treatise » (Cole in Loeblich et Tappan, 1964). Leur synonymie n'est pas discutée ici en détail. Par contre, il faudra passer en revue les critères morphologiques permettant de définir les genres. Traditionnellement, ces critères étaient définis par la disposition spiralée ou annulaire, involute ou évolute des loges et par la présence où l'absence des septes secondaires (plissement du « septal flap »). L'inventaire typologique des espèces cependant conduit à construire des relations phylogénétiques réciproques en fonction de tous les caractères morphologiques et en même temps en fonction de leur relation dans le temps géologique. Ce procédé nous amène à un schéma phylogénétique qui utilise des « groupes » comme unités de subdivision regroupant les espèces en lignées phylétiques (texte, fig. 57).

Deux considérations d'ordre pratique s'opposent à ce que l'on formalise les « groupes », unités systématiques informelles, sous forme de genres. Les groupes étant informels, l'on pourra plus facilement reconstruire une lignée phylogénétique dans le cas où il s'avérera que certaines lignées parallèles dans le temps représentent en réalité des variétés écologiques évoluant parallèlement mais formant à chaque étape chronologique une espèce biologique. En outre, beaucoup de lignées phylétiques reconnues ici sont provisoires, car des éléments importants de l'inventaire nous manquent encore, en particulier au Miocène moyen.

Critères morphologiques pour la distinction des genres

Les critères génériques traditionnels ne permettent pas de regrouper d'une manière objective et conséquente plusieurs rameaux phylétiques parallèles en genres. Parmi les Nummulites, il y a plusieurs groupes semiinvolutes ou évolutes qui se rapprochent par leur morphologie générale (structure, allure de la spire et des septes) si étroitement des espèces involutes correspondant à la définition traditionnelle que leur séparation générique serait tout à fait artificielle. Elle serait difficile à réaliser aussi car la variabilité intraspécifique du critère involute — évolute y est considérable. Parmi les « operculines » traditionnelles, les spécimens classés dans le groupe d'*O. gomezi* sont entièrement involutes, tandis que la disposition des loges chez *O. ammonoides* récente est variable, involute ou évolute au sein d'une même espèce.

Le plissement du septal flap est réalisé indépendamment dans plusieurs groupes, à des époques géologiques différentes. Il apparaît d'ailleurs au Paléocène déjà chez le groupe des *Daviesina*, genre rotalide à morphologie générale analogue à celle d'une operculine mais sans cordon marginal (« *Heterostegina* » *adamsi* Eames et Clarke, 1967). Il est intéressant de noter un tel développement structural analogue chez des formes qui ne sont nullement apparentées aux foraminifères operculinoïdes. Tout un groupe d'espèces avec ou sans plissement des septes se développe au Paléocène, notamment « *H.* » *ruida* Schwager, 1883 et « *Operculina* » *tenuis* Tambareau, 1967. Une révision de ce groupe sera tentée ultérieurement. Pendant l'Éocène moyen, une première tentative d'un plissement du « septal flap » est réalisée par les formes du groupe *gomezi*. Les hétérostégines involutes ont des septes secondaires complets déjà au Priabonien. Dans le groupe d'*O. complanata*, le plissement ne se perfectionne que lentement à partir du Miocène inférieur.

Si l'on veut continuer à se servir des noms génériques actuellement en usage, il faut abandonner ces critères génériques traditionnels. Dans le « treatise » (Loeblich et Tappan, 1964), Cole abandonne le critère « involute » et « évolute » sans le remplacer par un autre. Le système adopté par le « treatise » me paraît peu convaincant. Sous le nom générique « *Nummulites* », des centaines d'espèces sont regroupées en « super-genre » équivalent en principe à une sous-famille. Ce regroupement conduirait d'ailleurs à un grand nombre de noms spécifiques nouveaux qui devraient remplacer les noms devenus homonymes.

Il s'agit donc de remplacer les critères traditionnels par de nouveaux critères structuraux permettant de regrouper les espèces d'une manière équilibrée et en harmonie avec le système typologique général. Tout regroupement générique est cependant un essai de classement artificiel qui doit satisfaire en premier lieu les besoins de la pratique. Un compromis respectant à la fois les subdivisions

Source : MNHN, Paris

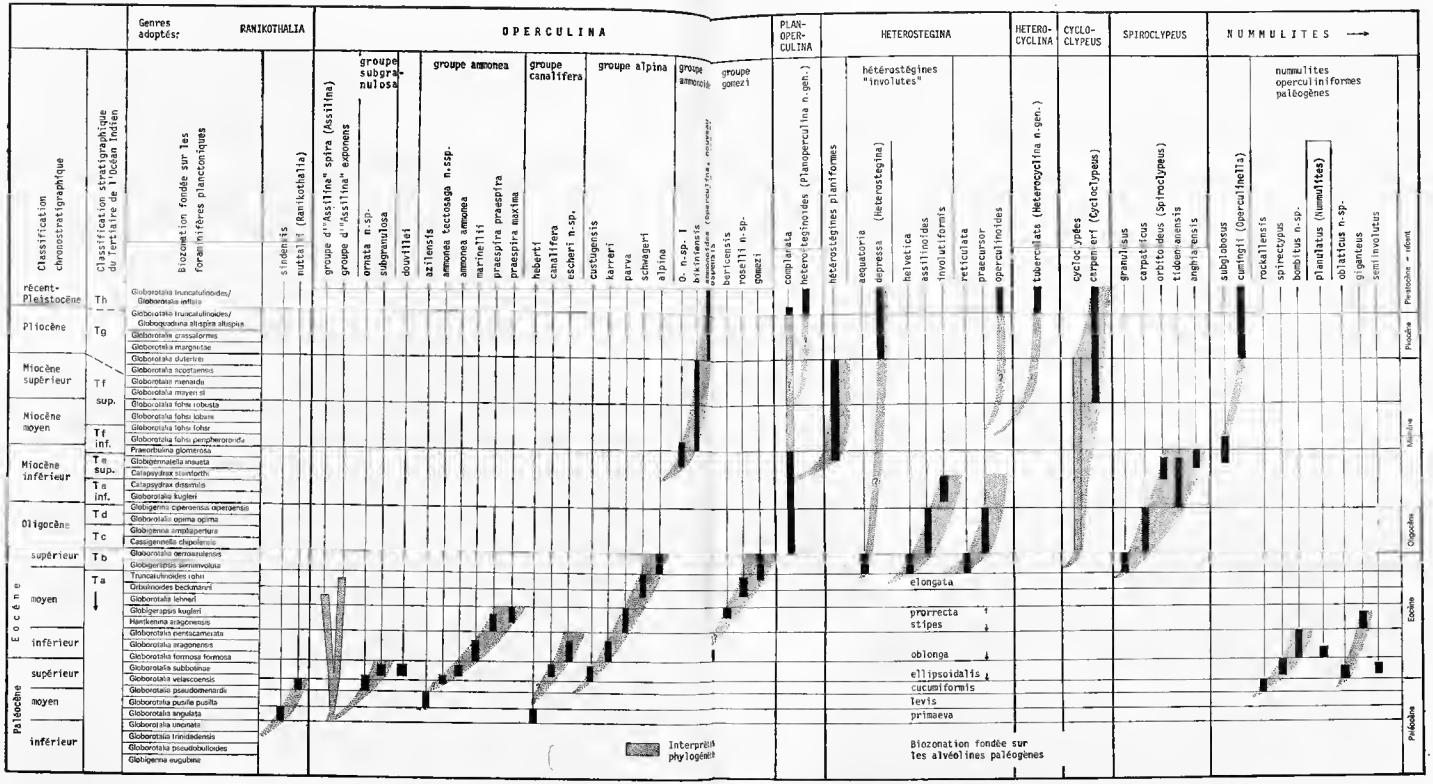


FIG. 57. — Foraminifères operculiniformes : Répartition des espèces (en noir), interprétation phylogénétique (en grisé) et regroupement des espèces en genres. Les espèces représentant des générotypes sont suivies par les noms des genres respectifs entre parenthèses.

Source : MNHN, Paris

traditionnelles et les données de l'analyse structurale des coquilles est proposé dans la fig. 57. Ce schéma générique est fondé en premier lieu sur l'analyse structurale des formes récentes qui sont parfaitement conservées.

Les critères génériques adoptés dans ce schéma se basent principalement sur la géométrie du système des stolons et des canaux suturaux dans la coquille. Cependant, la conservation d'une grande partie du matériel fossile est insuffisante pour vérifier le détail de ces structures menues chez chaque espèce. Les espèces dont la structure n'a pas été vérifiée en détail sont classées ici selon leur morphologie générale dans le cadre d'ensemble de l'analyse typologique, c'est-à-dire selon la place qu'elles occupent dans le tableau (texte, fig. 57).

Le matériel bien conservé à notre disposition a fourni 8 types structuraux différents dont les caractères particuliers sont les suivants :

1. Stolons supplémentaires radiaires, disposés irrégulièrement. Canaux suturaux simples, non bifurqués, disposés verticalement, en quinconce. Loges spiralées.

→ *Ranikothalia*

2. Stolons supplémentaires radiaires, disposés irrégulièrement. Canaux suturaux verticaux, bifurqués. Loges spiralées.

→ *Operculina*

3. Stolons supplémentaires radiaires, disposés régulièrement, en une rangée médiane. Canaux suturaux obliques, penchés en avant, dans le sens de la croissance. Loges spiralées.

→ *Planoperculina* n. gen.

4. Stolons supplémentaires en Y. Canaux suturaux verticaux, simples à partir de canaux latéraux primaires et secondaires. Loges spiralées.

→ *Heterostegina*

5. Stolons supplémentaires radiaires et annulaires, disposés dans le plan médian du test. Canaux suturaux simples, verticaux. Loges externes annulaires.

→ *Heterocyclina* n. gen.

6. Stolons en Y ou en X, c'est-à-dire croisés. Canaux suturaux simples, verticaux. Loges annulaires.

→ *Cycloclypeus*

7. Stolons en Y disposés en un seul plan médian de la coquille. Logettes latérales formées par un replissement de la paroi latérale, proximale de la loge. Système des canaux inconnu dans le détail. Loges spiralées.

→ *Spiroclypeus*

8. Stolons supplémentaires radiaires, disposés irrégulièrement. Longs canaux suturaux obliques, ramifiés, provoquant les « trabécules transverses ». Nombreux canaux suturaux internes transformés en canaux de communication entre des canaux latéraux superposés dans des tours de spire successifs. Loges spiralées.

→ *Nummulites*

Conséquences de l'application des nouveaux critères structuraux

L'application de ces critères structuraux aurait des conséquences mineures sur l'édifice taxionomique tel qu'il est utilisé actuellement en Europe pour les faunes paléogènes où le nombre des espèces est le plus élevé. Ces critères justifieraient en particulier le maintien d'un seul genre pour les *Ranikothalia* paléocènes et leurs alliés. Ils fourniraient un argument valable pour séparer les *Nummulites* des *Operculina*. Le genre *Assilina* devrait disparaître, ses espèces devenant des *Operculina* sans que leurs noms tombent en homonymie. La disparition du genre *Assilina* me satisfait beaucoup car les formes primitives du Paléocène des « assilines » et des « operculines » traditionnelles ne se distinguent

Source : MNHN, Paris

par aucun caractère structural. Sur le plan spécifique, il est difficile de les séparer par l'allure de leur spire ou par leur ornementation. Je ne connais aucun caractère morphologique majeur permettant d'une manière objective la construction de diagnoses génériques séparées. Les incertitudes à propos de l'attribution d' « *Assilina* » *praespira* Douvillé (voir liste synonymique p. 69) illustrent ce point de notre argumentation.

L'application des nouveaux critères génériques structuraux aux espèces ayant vécu depuis le Priabonien jusqu'au Miocène est plus délicate. Tandis que les structures des formes récentes sont faciles à analyser et à distinguer, les formes fossiles ne sont souvent pas conservées d'une manière suffisante pour reconnaître en détail les structures. L'inventaire des espèces est particulièrement incomplet au Miocène moyen. Par conséquent, la parenté des espèces fossiles ne peut être établie sur la base de leur morphologie générale (ornementation et proportions du test) avec le même degré de certitude que pour les formes éocènes.

Dans le système adopté ici, deux questions majeures restent ouvertes : l'attribution générique du groupe des *O. gomezi* doit rester en suspens aussi longtemps que les formes similaires américaines ne sont pas révisées soigneusement. Une telle révision devrait fournir les arguments nécessaires pour qu'on puisse décider si ce groupe formerait un genre à part (*Anastegina* Vitalis, 1966, avec diagnose nouvelle) ou s'il doit être intégré soit chez les *Operculina*, solution adoptée provisoirement ici, soit chez les *Planoperculina*.

La délimitation entre les *Planoperculina* et les hétérostégines planiformes doit rester en suspens aussi longtemps que la structure des formes intermédiaires n'est pas analysée en détail. Nous ne savons pas comment et à quelle époque les canaux suturaux obliques des *Planoperculina* se transforment en canaux latéraux secondaires chez les hétérostégines planiformes.

Le type du genre traditionnel *Operculina* forme une difficulté supplémentaire du classement générique proposé ici. Cushman désigna en 1914 l'operculine récente *O. ammonoides* comme type du genre *Operculina*, mais à cette époque, cette espèce récente était appelée à tort *O. complanata* Defrance (voir liste synonymique, p. 89). Par la suite, le générotype resta lié au nom *complanata* (Cole in Loeblich et Tappan, 1964) quoique ce nom corresponde à une forme oligocène bien différente des formes récentes *O. ammonoides*. Or, la conception du genre *Operculina* n'a pas changé dans les travaux ultérieurs et correspond toujours à la conception originale de Cushman qui s'appuyait à son tour sur la description détaillée des formes récentes de Carpenter (1862). Aujourd'hui l'on se rend compte que les structures des *O. ammonoides* récentes et des *O. complanata* oligocènes ne sont pas identiques et devraient être séparées sur le plan générique. Si nous voulons maintenir un minimum de stabilité dans la nomenclature des foraminifères operculinoïdes, il est nécessaire de corriger la détermination spécifique du générotype de Cushman tout en gardant sa conception originale. Le générotype du genre *Operculina* serait par conséquent *O. ammonoides* selon les définitions spécifiques données p. 92. Ce générotype fut désigné par Cushman en 1914 (sous un autre nom spécifique).

Si l'on voulait insister d'une manière formaliste à maintenir *O. complanata* (défini p. 103), il faudrait réunir toutes les espèces figurant ici sous les noms génériques *Operculina*, *Planoperculina* et *Heterostegina* puisque le générotype serait intermédiaire entre *Operculina* et *Heterostegina*, ou bien il faudrait faire changer de genre à la plus grande partie des espèces appelées aujourd'hui du nom générique *Operculina*.

En corrigeant la détermination spécifique du générotype des *Operculina* on obtiendrait un avantage supplémentaire : les types des genres voisins *Operculina*, *Planoperculina*, *Heterostegina*, *Heterocyclina* et *Cycloclypeus* seraient tous liés à des espèces récentes. Ceci est d'importance au moment où la biologie générale, la structure du protoplasme vivant et la symbiose avec des symbiotes particuliers fournissent des critères génériques supplémentaires de classification qui ne peuvent être vérifiés dans le matériel fossile. Si de tels critères biologiques sont appliqués à des générotypes récents, la nomenclature paléontologique des formes fossiles ne change point puisqu'elle reste forcément basée sur la morphologie de la coquille.

Source : MNHN, Paris

Diagnoses émendées des genres

Sous-famille *Nummulitinae* de Blainville, 1825.

Toutes les diagnoses génériques sont formulées ici en tenant compte d'une définition structurale de la sous-famille des *Nummulitinae* dont la conception est très différente de celle formulée par Cole dans le « treatise » (Loeblich et Tappan, 1964, p. C 645). La sous-famille comprend les 8 genres émendés par la suite.

Diagnose émendée de la sous-famille *Nummulitinae* : Foraminifères à test lamellaire, perforé. Disposition planispiralée des loges au moins dans les stades juvéniles des formes microsphériques. Les stades adultes peuvent devenir annulaires. Foramen principal unique, formé par résorption et situé à la base des septes dans les stades spiralés du test. Il est symétrique par rapport au plan équatorial du test. Stolons supplémentaires multiples formés par résorption du septum. Le « septal flap » des loges peut être lisse, plissé latéralement ou former des septes secondaires complets.

Dans les loges spiralées, deux canaux spiraux sont formés par la plaque ombilicale, élément imperforé, endosquelettique. Système intraseptal des canaux défini surtout par deux canaux latéraux symétriques et des canaux suturaux. Système marginal des canaux dans le cordon marginal consistant en mailles polygonales allongées dans le sens de la croissance du test et superposées en plusieurs couches. Les canaux marginaux reliant radialement les mailles polygonales externes avec le milieu ambiant sont courts.

Remarques : *Sulcoperculina*, *Miscellanea*, *Pellatispira* et *Biplanispira*, genres incorporés dans la sous-famille des *Nummulitinae* par le « treatise », ont des structures particulières du cordon marginal et sont par conséquent exclues ici de la sous-famille. Une révision de ces formes qui devront être comparées plus exactement avec des formes du type *Siderolites* et *Calcarina*, sera donnée ailleurs. Par contre, l'apparition des septes secondaires qui se répète plusieurs fois au cours de l'histoire de la sous-famille, ne peut être un critère justifiant la sous-famille *Cycloclypeinae* Bütschli, 1880. Celle-ci doit disparaître à mon avis.

Répartition stratigraphique : Paléocène à récent.

Genre *Ranikothalia* Caudri, 1944.

Générotype : *Nummulites nuttalli* Davies, 1927.

Diagnose générique : Loges planispiralées, involutes ou évolutes avec les caractères structuraux de la sous-famille. Stolons supplémentaires irrégulièrement disposés sur le septum (texte, fig. 7A). Canaux à gros calibre. Cordon marginal à mailles relativement courtes et grossières. Canal marginal radiaire situé à l'endroit de communication entre les systèmes intraseptaux et marginaux des canaux. Cette structure particulière provoque la forme arrondie du contour marginal interne des loges en section équatoriale. Canaux suturaux simples, non bifurqués, débouchant en quinconce des deux côtés de la suture septale (texte, fig. 9B).

Remarques : Sachs (1957) a démontré d'une manière convaincante la variabilité intraspécifique des caractères involute ou évolute dans les *Ranikothalia*. Les genres ou sous-genres introduits à côté du nom *Ranikothalia* (*Nummulitoides* Abrard, 1956 et *Chordoperculinoides* Arni, 1965b) sont superflus. Le nom générique *Operculinoides* utilisé souvent pour les représentants américains des *Ranikothalia* se réfère à une nummulite à tours externes lâches (générotype *N. willcoxi* Heilprin, 1883, voir Cole 1966, pl. 22, fig. 3 ; pl. 27, fig. 1). Ici, il est considéré synonyme à *Nummulites*.

Répartition stratigraphique : Paléocène moyen et supérieur.

Source : MNHN, Paris

Genre *Operculina* d'Orbigny, 1826.

Générotype : *Nautilus ammonoides* Gronovius, 1781, désigné par Cushman, 1914. La détermination spécifique du générotype est corrigée ici.

Diagnose générique : Loges planispiralées avec les caractères structuraux de la sous-famille. La majorité des espèces est évolute. Stolons supplémentaires irrégulièrement disposés sur le septum (texte, fig. 7A). Canaux et pores d'un calibre fin. Un plexus est créé par résorption à l'endroit où les systèmes intraseptaux et marginaux communiquent. Il est incliné en arrière en accord avec la courbure de la partie marginale du septum. Canaux suturaux simples, bifurqués, débouchant dans la suture septale imperforée (texte, fig. 9C).

Remarques : Ce genre englobe les deux rameaux phylétiques du genre *Assilina* d'Orbigny, 1839 (groupes d' « *A.* » *exponens* et groupe d' « *A.* » *spira* ; Schaub, 1963). J'ai constaté l'identité de la structure intime du test en comparant des représentants d' « *A.* » *placentula* et d'*Operculina karreri* provenant tous les deux du gisement célèbre de Bos d'Arros au S de Pau, Pyrénées, Éocène inférieur. Certaines espèces évolutes appartenant traditionnellement aux operculines doivent être exclues de ce genre par le fait qu'elles possèdent des trabécules transverses (« *O.* » *gigantea* en particulier).

Caractérisé par son ornementation particulière, le groupe d'*O. gomezi* est incorporé provisoirement dans le genre *Operculina* jusqu'à ce que les formes similaires de l'Amérique soient révisées. La structure des canaux suturaux n'y est pas connue en détail parce que je n'ai pas de coquilles vides ou infiltrées par des oxydes de fer à ma disposition. Ce groupe n'a rien de commun avec *Operculinoides* dont le générotype est une nummulite.

Répartition stratigraphique : Paléocène moyen à récent.

Nouveau genre *Planoperculina*.

Générotype : *Operculina heterosteginoides* Hofker, 1933.

Diagnose générique : Loges planispiralées avec les caractères structuraux de la sous-famille. Stolons supplémentaires simples, radiaires, disposés régulièrement dans le plan médian du test (texte, fig. 7B). Le « septal flap » peut être plissé latéralement. Les plis alternent harmonieusement avec les stolons supplémentaires radiaires. Plexus entre les systèmes intraseptal et marginal des canaux incliné fortement en arrière. Canaux suturaux primaires inclinés fortement en avant, débouchant sur la paroi latérale dans la zone des piliers interseptaux.

Remarques : Ce genre nouveau comprend à côté du générotype les espèces du type « *O.* » *complanata* (Defrance) de l'Oligocène et du Miocène. Sa délimitation exacte dans le rameau phylétique conduisant d' « *O.* » *complanata heterostegina* aux hétérostégines planiformes doit être précisée par une analyse structurale de ces dernières.

Répartition stratigraphique : Oligocène à récent.

Genre *Heterostegina* d'Orbigny, 1826.

Générotype : *Heterostegina depressa* d'Orbigny, 1826.

Diagnose générique : Loges planispiralées involutes ou évolutes avec les caractères structuraux de la sous-famille. Stolons supplémentaires en Y disposés dans le plan médian du test, à l'endroit où le pli du « septal flap » touche la face interne, orale de la loge en créant un septum secondaire (texte, fig. 7C, D). Canaux suturaux simples, non bifurqués, partant des canaux latéraux primaires et secondaires et débouchant dans la suture imperforée septale.

Remarques : Le genre *Grzybowskia* Bieda, 1950 fut érigé pour regrouper les hétérostégines

Source : MNHN, Paris

involutes. La variabilité du générotype du genre *Heterostegina* en ce qui concerne ce critère est tellement importante qu'un genre particulier pour les formes involutes est superflu.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE : Eocène supérieur à récent.

Nouveau genre *Heterocyclina*.

GÉNÉROTYPE : *Heterostegina tuberculata* Moebius, 1880.

DIAGNOSE GÉNÉRIQUE : Loges planispiralées évolutes suivies de loges annulaires dans les stades adultes. Les loges spiralées ont les caractères structuraux de la sous-famille. La structure des loges adultes est modifiée en accord avec leur bâti annulaire. Stolons situés dans le plan médian du test à l'endroit où le pli du « septal flap » touche la face interne, orale de la loge. Il y a un stolon radiaire du côté proximal de chaque pli et un stolon annulaire perçant le plis au ras de sa suture avec la paroi orale. Canaux suturaux simples, non bifurqués, partant verticalement des canaux latéraux primaires et secondaires, et débouchant dans la suture imperforée septale. *Heterocyclina* se distingue de *Cycloclypeus* surtout par la présence d'un stolon annulaire médian (texte, figs. 7E, 9E).

REMARQUES : Ce genre de foraminifères actuels est monotypique mais on trouvera peut-être des espèces précurseurs au Néogène de l'Océan Indien qui auront la même modification du système des stolons en développant un stolon annulaire dans le plan médian de la coquille.

Genre *Cycloclypeus* Carpenter, 1856.

GÉNÉROTYPE : *Cycloclypeus carpenteri* Brady, 1881 (voir Ellis et Messina, Catalogue des Foraminifères. Cette attribution diffère de celle que donne le « treatise », et sera discutée ultérieurement).

DIAGNOSE : Loges planispiralées, évolutes, au moins dans les premiers stades ontogéniques des formes microsphériques. Stades adultes à loges annulaires. Stolons situés dans le plan médian du test à l'endroit où le pli du « septal flap » touche la paroi interne, orale de la loge. Stolons en Y ou en X (texte, fig. 7F), formant un orifice double sur la face externe du septum. Les stolons peuvent être séparés horizontalement par une paroi mince. A proximité d'un appareil embryonnaire de grande taille, il peut y avoir plusieurs plans de stolons superposés. Cordon marginal restreint à la partie spiralée du test. Dans les loges annulaires, le système des canaux est modifié en accord avec le bâti circulaire des septes. Canaux suturaux simples, non bifurqués.

RÉPARTITION STRATIGRAPRIQUE : Oligocène à récent.

Genre *Spiroclypeus* Douvillé, 1905.

GÉNÉROTYPE : *Spiroclypeus orbitoideus* Douvillé, 1905b.

DIAGNOSE : Loges planispiralées involutes. Stolon en Y situés dans le plan médian du test à l'endroit où le pli du « septal flap » touche la paroi interne, orale de la loge. La paroi proximale de la loge et des prolongations alaires est replissée latéralement en arrière. Ces plis se posent latéralement sur la loge précédente et forment ainsi des logettes latérales (texte, fig. 7G). Les modifications du système des canaux résultant du plissement latéral des prolongations alaires ne sont pas encore connues en détail.

RÉPARTITION STRATIGRAPRIQUE : Éocène supérieur à Miocène inférieur.

Source : MNHN, Paris

Genre *Nummulites* Lamarck, 1801.

Générotype : *Camerina laevigata* Bruguière, 1792.

Diagnose : Loges planispiralées avec les caractères structuraux de la sous-famille pouvant être disposées en spire multiple dans des formes de grande taille. La plus grande partie des nombreuses espèces est caractérisée par des loges involutes. Stolons supplémentaires répartis d'une manière irrégulière sur le septum. Passages supplémentaires par décollement latéral du septum fréquents dans les prolongations alaires des loges. Système des canaux caractérisé par la transformation des canaux suturaux en canaux trabéculaires ramifiés, parcourant une grande distance dans la paroi latérale perforée de la loge. Un nombre considérable de canaux trabéculaires est transformé par résorption en canaux de communication entre les canaux latéraux superposés appartenant à deux tours de spire successifs (texte, fig. 9D).

Remarques : Le genre *Operculinella* Yabe, 1918 révisé par Hanzawa, 1939, fut érigé pour séparer la forme récente « *Amphistegina* » *cumingii* Carpenter, 1860 des operculines s. str. récentes. L'espèce *cumingii* possède des trabécules transverses et ne se distingue des nummulites paléogènes simples que par l'allure de la spire au dernier tour devenant lâche, tandis que chez beaucoup de nummulites paléogènes, les derniers tours de spire se resserrent. Du point de vue structural, je n'ai constaté aucune différence fondamentale entre le générotype d'*Operculinella* et des nummulites paléogènes. Quoique l'origine phylogénétique des formes récentes soit assez obscure, je ne pense pas qu'une séparation générique des formes néogènes et des formes récentes à trabécules soit opportune.

Répartition stratigraphique : Paléocène à récent.

CONCLUSIONS

Un survol systématique des espèces les plus importantes des foraminifères operculinoïdes nous permet d'apprécier le rôle des éléments morphologiques en fonction du temps et de la phylogénèse. Du point de vue méthodologique, deux approches du problème ont été combinées dans cette étude : analyse structurale de quelques espèces choisies et analyse typologique de la plupart des espèces tertiaires.

L'analyse structurale des espèces récentes et de quelques formes fossiles choisies en fonction de leur état de conservation nous amène à une certaine compréhension des principes constructifs qui régissent la réalisation des structures compliquées. Celles-ci sont réalisées au moyen de matériaux définis représentant des éléments de construction d'un mur. Chez les foraminifères perforés, ces éléments sont les lamelles de la paroi. Elles sont disposées dans l'espace en suivant un programme de croissance, loge par loge, et en suivant une règle géométrique définie dans la superposition des éléments, lamelle par lamelle.

Une résorption localisée de la paroi minéralisée intervient dans la formation définitive de la structure. Le matériel ainsi que les règles de construction et de croissance n'expliquent cependant que partiellement la morphogénèse de la coquille. Les éléments géométriques de la structure déterminés par les règles de construction et de croissance peuvent être appelés d'une manière schématique un bâti rotaloïde.

Le bâti rotaloïde est modifié en fonction de la disposition des loges qui sont planispiralées chez les foraminifères operculinoïdes. Cette disposition des loges provoque un dédoublement de l'ombilic rotaloïde et de ses structures, en particulier du canal spiral. Le système des canaux et l'emplacement des communications entre les cavités des loges et le système des canaux sont modifiés d'une manière déterminée, quand les loges deviennent annulaires.

Une deuxième approche du problème consiste en une analyse typologique d'un nombre considérable d'espèces fossiles permettant de construire un schéma phylogénétique. La méthode de l'analyse consiste à utiliser des changements graduels et progressifs dans les dimensions et les proportions du

Source : MNHN, Paris

test au cours des temps géologiques pour reconnaître les relations phylogénétiques entre les espèces. L'analyse typologique conduit à reconnaître un certain nombre de lignées phylogénétiques parallèles qui montrent des tendances évolutives analogues. Ce résultat (texte, fig. 57) correspond en principe à ceux qui ont été obtenus dans le groupe voisin des nummulites (Schaub, 1963) et chez de nombreux autres groupes de grands foraminifères. Discutable peut-être dans de nombreux détails, le schéma phylogénétique nous renseigne pourtant sur un nombre de modifications progressives de la morphologie du test. Celles-ci doivent être interprétées comme adaptations au milieu ambiant, parce qu'elles apparaissent parallèlement dans des lignées phylogénétiques indépendantes.

L'emploi combiné des deux méthodes d'approche nous permet de déterminer quels sont les éléments structuraux et les éléments de proportion du test qui peuvent avoir une signification fonctionnelle d'adaptation au milieu et quels sont les éléments qui sont déterminés par les règles de construction. Avec la modification des proportions et des dimensions du test, un certain nombre d'éléments structuraux sont également modifiés. Soit, la modification de la structure intervient obligatoirement, dans le cadre des règles de construction et de croissance, à la suite d'une modification géométrique du bâti des loges (un exemple frappant est fourni par le système des canaux dans les loges annulaires des cycloclypées.) Soit, la modification structurale est réalisée sans changement fondamental de la géométrie des loges. Si cette modification se répète dans plusieurs lignées phylogéniques indépendantes et à des époques géologiques différentes, elle doit représenter une réaction d'adaptation de l'animal à des facteurs écologiques. Elle a par conséquent une signification fonctionnelle.

Dans la suite, les tendances évolutives les plus importantes seront énumérées. J'y essayerai d'interpréter leur signification en ce qui concerne leur adaptation.

1. Augmentation du volume de l'embryon et du test en général au cours des temps géologiques : Le volume des cavités de la coquille reflète dans une certaine mesure le volume du corps protoplasmique. Une augmentation du volume des cavités des loges traduit un changement du rythme de croissance du protoplasme par rapport aux pas de croissance du test au cours de l'ontogénèse. Le nombre des pas de croissance du test diminue avec l'accroissement du volume des loges pour atteindre un volume donné dans le test adulte. Il y a donc une accélération des stades ontogénétiques au cours de l'évolution comme chez beaucoup de groupes d'animaux. L'accroissement du volume dans la coquille adulte au cours de l'évolution produit une masse de protoplasme de plus en plus importante avant la reproduction de l'animal unicellulaire. Cela pourrait permettre soit un nombre plus élevé de descendants après la reproduction, soit des embryons plus grands et plus « perfectionnés » fonctionnellement. Chez des foraminifères de grande taille, les embryons restent souvent dans la coquille maternelle vidée et y passent par les premiers stades de croissance avant de se disperser.

2. Augmentation du pas de la spire et formation de loges annulaires : Cette modification des proportion du test reflète sans doute une adaptation progressive à des milieux peu éclairés de la mer. Cela correspondrait à la répartition écologique des espèces actuelles en Mer Rouge. En outre elles possèdent des symbiotes. Les modifications structurales du système des canaux qui doit intervenir obligatoirement quand des loges annulaires sont formées, est plus difficile à interpréter. Dans la partie annulaire d'un test operculinoïde, la périphérie du test est formée par la face orale du septum au lieu du cordon marginal. Le système des canaux interseptaux change de place et d'orientation. Dans une forme spiralée, il est orienté radialement ; dans une forme annulaire, il est orienté tangentiellement comme celui du cordon marginal. La disposition géométrique des canaux interseptaux dans une loge annulaire est analogue à celle des canaux marginaux d'un cordon marginal spiralé. Par conséquent, la disposition géométrique des canaux doit avoir une fonction particulière dans la vie de l'animal. Donc, le système des canaux interseptaux reprend les fonctions du cordon marginal. Les mécanismes régissant la vie d'un foraminifère dans son milieu ne sont pas assez connus pour que l'on puisse décrire une telle fonction.

3. Plissement progressif du « septal flap » et formation de septes secondaires : Cette structure n'a sans doute pas la fonction d'améliorer la stabilité mécanique du test minéralisé, car il y a des formes à proportions similaires dont les septes ne sont pas plissés et dont la proportion des spécimens régé-

Source : MNHN, Paris

nérés n'est pas plus grande que dans les groupes à septes secondaires. La géométrie des canaux et le plissement des septes sont liés l'un à l'autre, mais cette liaison n'est pas obligatoire. Je suppose cependant que la réalisation d'un canal latéral secondaire complet du type hétérostéginoïde nécessite en quelque sorte un plissement du « septal flap ». Cette considération nous mène à chercher la fonction du septum secondaire dans la disposition géométrique des canaux latéraux primaires et secondaires formant un réticule sous la surface latérale des coquilles discoïdales. Un réticule « subépidermique » du système des canaux couvrant la paroi latérale d'un test discoïdal est formé aussi dans la coquille des *Calcarina* récentes et pourrait représenter une structure analogue à fonction similaire. Les ouvertures des canaux suturaux réparties régulièrement sur la surface latérale étendue du disque, pourraient jouer un rôle important dans la formation du kyste organique qui enveloppe une *Heterostegina depressa* récente par exemple, au moment de la formation d'une loge nouvelle (Röttger, 1973).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

INDEX ALPHABÉTIQUE DES NOMS SPÉCIFIQUES ET GÉNÉRIQUES

Les noms des fossiles désignant un niveau lithologique ou une zone biostratigraphique ne sont pas incorporés dans la présente liste. Les espèces et les genres décrits ou figurés sont indiqués en italique, les formes mentionnées dans le texte et dans les listes synonymiques en romain. Les noms spécifiques sont suivis du nom du genre sous lequel ils figurent dans le texte. Les chiffres des pages indiqués en gras localisent les diagnoses.

A

adamsi Eames et Clarke, « Heterostegina ». 135
aequatoria Cole, Heterostegina 116, 121
africana Wolff, Operculina..... 69
alpina Douvillé, Operculina. Pl. 38, figs. 4-6, texte, fig. 33, 34.... 79, 82, 83, **85**, 94, 95
alpina var. granulosa Nemkov, Operculina.. 82
alpina var. multiseptata Silvestri, Operculina. 4, 559
Alveolina d'Orbigny..... 17, 101
Alveolinella Douvillé..... 122
ammonea Leymerie, Operculina. Pl. 25, 26 ; texte, figs. 3 C, 22 F-M ; 25 C, D..... 20, 22, 54, 59, 61, 63, **66**, 69, 74, 129, 130
ammonea var. romanensis de Gregorio, Operculina (Frilla)..... 85
ammonea tectosaga n. ssp., Operculina. Pl. 24 ; texte, fig. 24..... 54, 61, **63**
ammonoides Gronovius. Pl. 2, figs. A, B ; 3, figs. B-F ; 4-7 ; 12 ; 13 B ; 14, figs. 1-4, 7-9 ; texte, figs. 35 A-D, 36.. 22, 27, 34, 37, 40, 88, **89**, 109, 122, 135, 139, 141
Amphisorus Ehrenberg..... 38, 43
Amphistegina 19
amplicuneata Cole, Operculina 91
Anastegina Vitalis..... 94, 139
anasteginoides Vitalis, « Operculinella »..... 98
anghiarensis Silvestri, Spiroclypeus. Texte, figs. 48 A, B..... 116
antillarum n'Orbigny, Heterostegina..... 119
arabica Carter, Operculina..... 89
aspensis Colom, Operculina. Texte, figs. 37 O-V : 94, **95**
Assilina n'Orbigny..... 134, 138, 141
assilinoides Blanckenhorn, Heterostegina. Texte, figs. 4 D, 47..... 21, 109
atacicus Doncieux, Nummulites..... 68
azilensis Tambareau, Operculina. Pl. 23, figs. 1-10 ; texte, figs. 22 N-S, 23..... 54, 61, **63**, 72

B

balthica Schröter, Hyalinea..... 91
bartschi Cushman, Operculina..... 91
bartschi ornata Cushman, Operculina..... 91
bartschi plana Cushman, Operculina..... 91
bartschi var. multiseptata Yabe et Hanzawa, Operculina 101
bericensis Oppenheim, Operculina. Texte, fig. 37 D-N..... **95**
bermudezi Palmer, « Operculina »..... 50
biarritziana n'Archiac, Nummulites..... 68
biconcava Schafhäutl, Operculina..... 68
bikiniensis Cole, Operculina. Pl. 14, figs. 10-14 ; texte, figs. 35 E-R..... 88, **89**
Biplanispira Umbgrove..... 140
boissyi n'Archiac, Operculina..... 66, 68
bombitus n. sp., Nummulites. Pl. 61 ; texte, figs. 52 A, B ; 54..... 124, **129**
Borelis Fichtel et Moll..... 38

C

Calcarina n'Orbigny..... 43, 140, 145
canalifera d'Archiac, Operculina. Pl. 32 ; 33, figs. 3-8 ; texte, figs. 3 B, 27 F-L, 29.. 20, 22, 54, 57, 61, 66, 71, **74**, 76

Source : MNHN, Paris

canalifera gomezi Colom et Bauza, Operculina : voir *gomezi*, Operculina
canalifera sindensis Davies, Ranikothalia : voir *sindensis*, Ranikothalia
carpathicus Uhlig, Spiroclypeus. texte, fig. 48 F. 114
carpenteri Brady, Cycloclypeus. Pl. 50, 51.. 119 142
Chordoperculinoides Arni..... 50, 140
complanata Defrance, Planoperculina. Pl. 39, 40 ; texte figs. 39, 40, 41 C-E.. 25, 33, 72, 89, 92, 100, **101**, 107, 111, 139, 141
complanata var. *heterostegina* Silvestri, Planoperculina. Texte, fig. 41.. 101, 103, **105**, 109, 141
complanata Meneghini, Heterostegina. Texte, figs. 4 C, 43..... 21, 109
complanata sculpturata Papp et Küpper, Heterostegina..... 109
complanata spiralis Papp et Küpper, Heterostegina. 109
compressa Golev, Operculina..... 81
cookei Cushman, Operculina..... 94
costata n'Orbigny, Heterostegina..... 109
costata n'Orbigny, Operculina..... 59, 101
crenato-costata Schauroth, Operculina.... 81
cuizaensis Doncieux, Operculina..... 57
cumingii Carpenter, Nummulites. Pl. 10, figs. D, E ; 55-57 ; texte, fig. 51 .. 27, 91, 92, **122**, 143.
curva Moebius, Heterostegina..... 119
custugensis Massieux, Operculina..... 79
Cuvillierina Deeourle 48
Cycloclypeus Carpenter 11, 14, 22, 25, 33, 42, 121, 138, 139, **142**
Cymodocea (plante marine)..... 36, 37

D

Daviesina Smout 54
depereti var. kastamonica Daci-Dizer, Operculina 74
depressa n'Orbigny, Heterostegina. Pl. 3, fig. A ; pl. 10, fig. D ; pl. 14, figs. 5, 6 ; pl. 52, figs. 5-8 ; pl. 53, 54 ; texte, fig. 50.. 22, 27, 34, 37, 40, 109, 116, **119**, 141, 145
depressa var. spiroclypeus Silvestri, Heterostegina 119
discoidalis var. involuta Cushman, Operculina. 91
distans Deshayes, Nummulites..... 132
douvillei Doncieux, Operculina. Pl. 21, figs. 1-7 ; pl. 22 ; texte, figs. 18 N-R. 55, **59**, 66, 74, 76
duplicamerata Cole, Heterostegina. Texte, fig. 46 A. 116, 121

E

eidae Tan Sin Hok, Cycloclypeus..... 118
escheri n. sp., Operculina. Pl. 33, figs. 1, 2 ; pl. 34, 35 ; texte, figs. 27 A-E, 30..... 71, **76**
exiliformis Pavlovec, Operculina.... 66, 68
exilis Douvillé, Nummulites. Pl. 62, fig. 12. 125, 127, 130, 134
exilis robustus Schaue, Nummulites. Pl. 62, figs. 10, 11 130
exponens Sowerey, « Assilina »..... 22, 71

F

fabianii Prever, Nummulites..... 85

G

gaymardi d'Orbigny, Operculina..... 89, 92
giganteus Mayer-Eymar, Nummulites. Pl. 2 C, 63-65, texte, fig. 52 G.. 76, 78, 124, **130**, 141
globulus Leymerie, Nummulites..... 76
gomezangulensis Perconig, Heterostegina. 109
gomezi Colom et Bauzá, Operculina. Texte, fig. 38 A-F..... 94, 97, **98**, 101, 135, 139, 141
granosa Leym. in Gumbel, Operculina.. 83
granosa Leym. in Hantken, Operculina.. 83
granulosa Leymerie, Operculina.... 57, 81, 91
granulosa Michelotti, Operculina..... 59
granulosa var. niasi Verbeek et Fennema, Operculina 89, 91
granulosus Boussac, Spiroclypeus. Texte figs. 48 G-H..... 114
Grzybowskia Biena : 141
guembelianus Brady, Cycloclypeus..... 118

H

Halophila (plante marine)..... 36
hanzawai Smout et Eames, Operculina.... 91
heberti Munier-Chalmas, Operculina. Texte, figs. 27 M-O, 28..... 54, **71**
helvetica Kaufmann, Heterostegina. Texte, fig. 46. 109, 122
Heterocyclina nov. gen... 10, 33, 138, 139, **142**
Heterostegina n'Oreigny.. 10, 14, 22, 25, 43, 94, 138, 139, **141**
heterostegina Silvestri, Heterostegina.. 98, 101
heterostegina praeformis Papp et Küpper, Heterostegina 109
heterosteginaides Hofker, Planoperculina. Pl. 42-

Source : MNHN, Paris

44, texte, figs. 7 B, 42 A-C.. 33, 101, **105**, 116, 141
hungarica Hantken, Operculina.. 82, 83, 98

I

involutiformis Papp et Küpper, Hcterostegina. 109
irregularis Deshayes, Nummulites..... 129
irregularis Reuss, Operculina..... 101, 103

J

javana Verbeek, Operculina..... 89
jiwani Davies et Pinfold, Operculina. Pl. 21, figs. 8-11 ; texte, fig. 20..... 54, **57**
Jullienella Schlumberger..... 41

K

karreri Penecke, Operculina. Pl. 36, 37 ; texte, figs. 31 H-P..... **79**, 81, 95, 141
Kathina Smout 29
kugleri n. sp., Sulcoperculina. Pl. 15 ; texte, figs. 14, 15..... 29, **46**, 48

L

laevigatus Bruguière, Nummulites..... 143
laxata Vitalis, « Operculinella »..... 97, 98
lessonii Brady, Amphistegina..... 122
levitesta Papp et Küpper, Heterostegina.. 109
leymeriei Doncieux, « Assilina »..... 54
libyca Schwager, Operculina..... 55

M

madagascariensis n'Orbigny, Operculina.. 91 92
mangyschlakensis Ilyina, Operculina.... 132
marginata Kaufmann, Operculina..... 85
mariannensis Vaughan, Operculina.. 79, 85, 95
marinellii Dainelli, Operculina. Pl. 27-29 ; texte, figs. 22 B-D ; 26..... 61, **68**
matapauensis Chapman et Parr, Operculina. 101
mayottana Le Calvez, Operculina..... 91
mbaluvensis Cole, Operculina..... 101
Miscellanea Pfender..... 49, 134, 140
murchisoni Brunner, Nummulites..... 129

N

nassauensis Cole, « Operculinoides ».. 98, **100**
niasi Verbeek et Fennema, Heterostegina.. **119**
nigripustula Cole, Heterostegina..... 109
Nummulites Lamarck.. 11, 29, 32, 134, 135, 138, **143**
Nummulitoides Abrard..... 50, 140
nuttalli Davies, Ranikothalia. Pl. 17, fig. 1 ; pl. 18 ; texte, fig. 17..... 49, **50**, 57, 140

O

obesa de Cizancourt, Sulcoperculina..... 49
oblaticus n. sp., Nummulites. Pl. 62, figs. 1-9 ; texte, fig. 55..... 124, **130**
ocalana Cushman, Operculina..... 94
oppenoorthi Tan Sin Hok, Cycloclypeus. Pl. 52, figs. 1-4 ; texte, fig. 49 A, B..... **118**
Operculina n'Orbigny 10, 14, 24, 29, 43, 134, 138, 139, **141**
Operculinella Yabe..... 92, 134, 143
operculiniformis Tellini, « Nummulina ? ».. 98
operculiniformis var. hungarica Rozlozsnik, « Operculinella »..... 98
Operculinoides Hanzawa.. 22, 92, 134, 140
operculinoides Hofker, Heterostegina. Pl. 46 ; texte, figs. 49 E, F..... 27, 111, **116**
orbitoideus Douvillé, Spiroclypeus..... 142
ornata n. sp., Operculina : Pl. 19 ; texte, figs. 3 A, 18 D-M, 19..... 20, 22, **54**, 61

P

pacifica Whipple, Operculina..... 98
papyracea Seguenza, Heterostegina. Pl. 45.. 109
papyracea gigantea Seguenza, Heterostegina 109
partschi De la Harpe, Nummulites : pl. 1, figs. a-f.
parva Douvillé, Operculina. Texte, figs. 31 B-G. 79, **81**, 83
patalensis Davies, Operculina..... 54, 57
Pellatispira Boussac..... 43, 49, 85, 140
pellatispiroides Colom, Operculina..... 81
philippinensis Cushman, Operculina..... 91
placentula de la Harpe, « Assilina » Pl. 1, figs. g, h ; 10 C..... 95, 141
Planoperculina n. gen..... 10, 138, 139, **141**
planulatus Lamarck, Nummulites. Pl. 8 ; 9 ; 10, figs. A, B..... 27
posteidae Tan Sin Hok, Cycloclypeus..... 118
praecostata Papp et Küpper, Heterostegina. 109
praecursor Tan Sin Hok, Heterostegina. Texte, fig. 45..... 109, 111, 117

Source : MNHN, Paris

praespira maxima Pavlovec, Operculina.... 71
praespira praespira Douvillé, Operculina. Pl. 30, 31 ; texte, figs. 22 A ; 25 A, B.. 22, 61, **69**, 74, 83, 139
preveri var. elegans Parisch, Operculina.. 101
pseudoheberti Mangin, Operculina.... 71, 72
Pseudosiderolites Smout..... 49
pusillumbonata Cole, Heterostegina..... 109
pustulosus Douvillé, Spiroclypeus 114
pyramidum (Ehrenaerg), Operculina..... 82
pyramidum Ehrenaerg, Planulina..... 83

Q

qatarensis Kupper, Heterostegina..... 119

R

radiata Fichtel et Moll, Amphistegina.... 123
Ranikothalia Caudri... 10, 29, 54, 57, 72, 127, 133, 138, **140**
rectilata Cole, « Operculinoides »..... 91
reticulata Rütimeyer, Heterostegina. Texte fig. 44. 109, 122
rockallensis Van Hinte et Wong, Nummulites. Texte, fig. 52 F..... 124
rosacea Kaufmann, Operculina..... 85
roselli n. sp., Operculina. Texte, figs. 4 B, 37 A-C : 21, 94, **97**
ruida Schwager, « Heterostegina »..... 135
Rotalia Lamarck..... 133

S

saipanensis Cole, « Operculinoides »..... 95
salsa Davies et Pinfold, Operculina..... 71
schlumbergeri Reichel, Borelis..... 37
schwageri Silvestri, Operculina. Pl. 38, figs. 1-3 ; texte, figs. 4 A, 31 A, 32.. 21, 79, **82**, 85, 94, 100
semicostata Schauroth, Operculina..... 81
semiinvolutus Nemkov, Nummulites. Pl. 66 ; texte, fig. 56..... 124, **132**
Siderolites Lamarck..... 43, 49, 140
simplex d'Orbigny, Heterostegina..... 109
sindensis Davies, Ranikothalia. Pl. 16 ; 17, figs. 2-9 ; texte, fig. 16..... 49, **50**
soldadensis Vaughan et Cole, « Operculinoides ». 97
Sorites Ehrenaerg 43
spira de Roissy, « Assilina »..... 22, 54, 71
spirectypus Doncieux, Nummulites. Pl. 58-60 ; texte figs. 52 C-E, 53.. 124, **125**, 129, 132
Spiroclypeus Douvillé.. 10, 14, 22, 25, 41, 85, 138, **142**
strigoniensis Vitalis, « Anastegina »..... 98
studeri Kaufmann, Operculina..... 85
subammonea Doncieux, Operculina..... 74
subglobosa Hanzawa et Hashimoto, Operculina. 122
subgranulosa d'Orbigny, Operculina. Pl. 20 ; 23, figs. 11-15 ; texte, figs. 18 A-C, 21.. 22, 54, **57**, 61, 81
sublaevis Gümbel, Operculina..... 79
suborbicularis d'Orbigny, Heterostegina.. 116, 119
subsalsa Davies et Pinfold, Operculina.... 71
sulcata Kaufmann, Operculina..... 85
Sulcoperculina Thalmann.. 48, 54, 134, 140

T

tellinii Marinelli, Operculina..... 76
tenuis Tambareau, « Operculina »..... 135
thalicus Davies, Ranikothalia..... 50
thouini d'Oraigny, Operculina..... 57, 59
thracensis d'Archiac, Operculina..... 98
tidoenganensis Van der Vlerk, Spiroclypeus. Texte, figs. 48 C-E..... 116
torifera de Cizancourt, Ranikothalia.... 66, 127
transita Vitalis, « Operculinella »..... 98
trechmanni Douvillé, Pseudorbitoides.... 46
tuberculata Moeaius, Heterocyclina. Pl. 11, 47-49 ; texte, figs. 49 C, D.. 27, 37, 111, 113, 116, **118**, 121, 142.
tuberculata Vaughan et Cole, Operculina.. 79, 85

U

unica Nemkov, « Operculinella »..... 81

V

vaughani Cushman, « Operculinoides ».. 98, 100
venosa Fichtel et Moll, « Operculina »..... 122
victoriensis Crapman et Parr, Operculina.. 101

W

willcoxi Heilprin, Nummulites..... 140

Source : MNHN, Paris

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Abrard R. (1956). — Une Operculine cordelée de l'Éocène inférieur de la Côte d'Ivoire : Operculina (Nummulitoides) tessieri n. subgen., n. sp., *B. soc. géol. France* (6), 5, p. 489-493, 1 fig., 1 pl.

Angell R. W. (1967). — The test structure and composition of the Foraminifer Rosalina floridana. *J. Protozool.*, 14, p. 299-307.

Archiac A. n' (1850). — Description des fossiles du groupe nummulitique recueillis par M. S.-P. Pratt et M. J. Delbos aux environs de Bayonne et de Dax. *Mém. soc. géol. France*, (2), 3/2, n° 6, p. 397-456, pl. 8-13.

— (1866). — Faune tertiaire inférieure. In : Tchihatcheff P. de. — Asie Mineure. Guérin (Paris), pl. 4, p. 105-234, pl. 9.

Archiac A. d' et Haime J. (1853). — Description des animaux fossiles du groupe nummulitique de l'Inde, précédée d'un résumé géologique et d'une monographie des Nummulites. Gide et Baudry (Paris), 373 p., 36 pl.

Arni P. (1935). — Assilina praespira Douvillé. *Eclogae geol. Helv.*, 28, 1, p. 125-127, 1 fig., 1 pl.

— (1965a). — L'évolution des Nummulitinae en tant que facteur de modification des dépôts littoraux. *Mém. B.R.G.M.* (Paris), 32, p. 7-20, 2 figs.

— (1965b). — Contribution à la systématique des Nummulites s. l. *Mém. B.R.G.M.* (Paris), 32, p. 21-28.

Avnimelech M. (1936). — Études géologiques dans la région de la Shéphélah en Palestine. *Ann. Univ. Grenoble, Trav. lab. géol. Grenoble*, (thèse ; Allier Frères, Grenoble). 144 p.

Azzaroli A. (1958). — L'Oligocene e il Miocene della Somalia. *Paleontogr. Ital.* (Pisa), nouv. sér. 22, p. 72

Bannink D. D. (1948). — Een Monografie van het Genus Operculina d'Orbigny, 1826. Thèse (Leiden), 159 p. 19 pl., 11 tblx.

Barkhatova N. N. et Nemkov G. (1965). — Grands Foraminifères du Mangychlak et de la Priaralja septentrionale et leur signification stratigraphique. *Akad. Sciences URSS, sciences de la terre, Collect. Monogr.* (Leningrad et Moscou), 96 p., 16 pl. (en russe).

Barut C., Bouroullec J. et Villatte J. (1967). — Sur la présence de Nummulitoides sindensis (Davies, 1927) dans le Thanétien de l'Ariège (Pyrénées centrales, France). B. Centre *Rech. Pau — SNPA*, 1, p. 383-403, 3 pl.

Biena F. (1950). — Sur quelques foraminifères nouveaux ou peu connus du Flysch des Karpates polonaises. *Polsk. Tow. Geol. Roc.* (Ann. soc. géol. Pologne, Cracovie) 18, p. 153, 168 (en polonais et en français).

— (1963). — Larger Foraminifers of the Tatra Eocene. *Inst. geol. Prace* (Varsowie), 37, 215 p., 11 figs., 26 pl. (en polonais).

Blondeau A. (1972). — Les Nummulites. Vuibert (Paris), 254 p., 25 figs., 43 pl.

Bombita G. H. (1957). — Ypresianul de la Varna. B. *stintific. sect. geol. geogr.* (Bukarest), 11, 3-4, p. 625-632. 10 figs.

— (1964). — Contribution à l'étude stratigraphique des dépôts éocènes de la Dobrogea avec un aperçu spécial sur la faune de Nummulites et d'Assilines. *Anuarul comit. geol.* (Bucareste), 33, p. 381-483, 3 figs. 32 pl. (en roumain).

— (1973). — Macroforaminifères des Carpathes Orientales : Leur position et leur signification stratigraphique. *Eclogae geol. Helv.*, 66, 2, p. 447-477, 3 figs., 1 tabl., 5 pl.

Source : MNHN, Paris

Boussac J. (1906). — Développement et Morphologie de quelques Foraminifères de Priabona. *B. soc. géol. France*, (4), 6, p. 88-97, 2 pl.

— (1911). — Études paléontologiquss aur le Nummulitique alpin. *Mém. serv. carte géol. France*, (Paris, imprim. nation.), 401 p., 22 pl.

Brady H. B. (1881). — Notes on some of the reticularian rhizopoda of tbe « Chellenger » Expedition ; Pt. III. *Quart. Journ. Micr. Sci.* (Londres), 21, p. 31-71.

— (1884). — Report on ths foraminifera dredged by H.M.S. Challengar during the years 1873-76. *Rept. Challenger Exped. 1873-76* (Londres), 9 (pt. 22). 814 p., 115 pl.

Butterlin J. et Monon O. (1969). — Biostratigraphie (Paléocène à Éocène moyen) d'une coupe dans le Taurus de Beysehir (Turquie). Étuds des « Nummulites cordelésa » et révision ds ce groups. *Eclogae geol. Helv.*, 62, 2, p. 583-604, 2 figs., 6 pl.

Carpenter W. B. (1856). — Rssearches on the foraminifera. *Roy. Soc. Philos. Trans.* (Londres), 146, p. 181-236, 547-69, pl. 4-9, 28-31.

— (1860). — Researcbes on the foraminifera ; pt. III. *Roy. Soc. Philos. Trans.* (Londres), 149, p. 1-41, pl. 1-6.

— (1862). — Introduction to the study of tbe foraminifera. Hardwicke (Londres), 319 p., 22 pl.

Carter H. J. (1852). — On the form and structure of the sbell of Operculina arabica. *Ann. Mag. Nat. Hist.* (Londres), (2), 10, p. 161-76, 1 pl.

Caudri C. M. B. (1944). — The larger foraminifera from San Juan de los Morros, State of Guarico, Venezuela. *B. Amer. Paleont.*, 28, no. 114, p. 5-43, 5 pl.

— (1975). — Geology and Palcontology of Soldado Rock, Trinidad (West Indies). Part 2 : The Larger Foraminifsra. *Eclogae geol. Helv.*, 68, 3, p. 533-602, 4 figs., 30 pl.

Chapman F. et Parr W. (1938). — Australian and New Zealand epecies of tbe foraminiferal genera Operculina and Operculinella. *Proc. Roy. Soc. Victoria* (Melbourne, Australia), 50, 2, p. 279-299, 1 6g., 2 pl.

Chaproniere G. (1975). — Palaeoecology of Oligo-Miocene larger Foraminiferida, Australia. *Alcheringa*, 1, p. 37-58, 14 figs.

Cizancourt M. de (1948). — Nummulites de l'Ile ds la Barbade. *Mém. soc. géol. France*, nº 57, t. 27, fasc. 1, p. 1-40, 2 pl.

— (1949). — Matériaux pour la paléontologie et la stratigraphie des régions Caraïbes. II — Quelques grands foraminifères du Maestrichtien et de l'Éocène du Venezuela. *B. soc. géol. France*, (5), 18, p. 670-674, pl. 24.

Cole W. S. (1945). — Larger Foraminifera. In : Ladd H. S. et Hoffmeister J. E. Geology of Lau, Fiji. *B. Bernice Bishop Mus. Honolulu*, 181, p. 278.

— (1953). — Criteria for the recognition of certain aseumed camerinid genera. *B. Amer. Paleont.*, 35, 147, p. 3-15, pl. 1-3.

— (1954). — Larger Foraminifera and Smaller Diagnostic Foraminifera from Bikini Drill Holes. *U.S. Geol. Survey Prof. Paper*, 260, p. 569-605, pl. 204-222.

— (1957a). — Larger Foraminifera. In : Geology of Saipan Mariana Islanda ; part 3 — Paleontology. *U.S. Geol. Survey Prof. Paper*, 280 I, p. 331.

— (1957b). — Larger Foraminifera from Eniwetok Atoll Drill Holes. *U.S. Geol. Survey Prof. Paper*, 260 — V, p. 743-784, pl. 230-249, 1 tabl., b. t.

— (1959). — Names and variation of certain indopacific Camerinids. *B. Amer. Paleont.*, 39, no. 181, p. 349-371, pl. 28-31.

— (1961). — Names and variation in certain indopaci6c Camerinids — No. 2. A reply. *B. Amer. Paleont.*, 43, no. 195, p. 111-128, pl. 14-16.

— (1966). — Additional comments on the foraminiferal genus Cemerina. *B. Amer. Paleont.*, 50, no. 228, p. 229-265 ; pl. 20-27.

Cole W. S. et Bringe J. (1953). — Geology and Larger Foraminifera of Saipan fsland. *U.S. Geol. Survey Prof. Paper*, 253, 45 p., 15 pl., 1 carte b. t.

Colom G. (1954). — Estudio de las biozonas con foraminiferos del Terciario de Alicante. *B. Inst. Geol. Min. España*, 66, p. 182.

Source : MNHN, Paris

Colom G. et Bauzà J. (1950). — Operculina canalifera gomezi n. subesp. del Bartoniense de Cataluña. *B. R. Soc. Espan. Hist. Nat.* (Madrid), 47, n° 3-4, p. 219.

Cox L. R. (1934). — On the occurrence of the marine Oligocene in Palestine. *Geol. Mag.* (Londres), 71, p. 337-355.

Cushman J. A. (1914). — A Monograph of the Foraminifera of the North Pacific Ocean. IV. *B. U.S. Nat. Mus.*, 71, 43 p., 19 pl.

— (1921a). — Foraminifera of tbe Philippine and adjacent Seas. *B. U.S. nat. Mus.*, 100, 488 p., 52 figs., 100 pl.

— (1921b). — American species of Operculina and Heterostegina and their faunal relations. *U.S. Geol. Survey Prof. Papsr*, 128, p. 125-131, pl. 18-21.

— (1930). — The foraminifera of the atlantic ocean. Part 7, Nonionidae, Camerinidae, Peneroplidae and Alveolinellidae. *B. U.S. nat. Mus.*, 104, p. 3-55, 18 pl.

Cushman J. A., Tonn R. et Post R. J. (1954). — Recent Foraminifera of the Marshall Islands. *U.S. Geol. Survey Prof. Paper*, 260 H, p. 319-384, pl. 82-93.

Cuvillier J. (1930). — Révision du Nummulitique Égyptien. *Mém. Inst. Egypte*, 16, 371 p., 25 pl.

Daci-Dizer A. (1953). — Contribution à l'étude paléontologique du Nummulitique de Kastamonu. *Rev. faculté sc. univ. Istanbul*, (B) 18, fasc. 3-4, p. 207-299, 10 pl.

Dainelli G. (1915). — L'Eocene friuliano. Monographia geologica e paleontologica. *Memorie geografiche.* Ricci (Florence), 721 p., 56 pl. (atlas).

Davies L. M. (1927). — The Ranikot Beds at Thal (North-West Frontier Provinces of India). *Quart. J. Geol. Soc. London*, 83, p. 260-90, pl. 18-22.

Davies L. M. et Pinfold E. S. (1937). — The Eocene Beds of the Punjab Salt Range. *Palaeont. Indica* (NS) 24, 1, p. 1-79, 7 pl.

Defrance M. J. L. (1822). — Dictionnaire des sciences naturelles. Minéralogie et Géologie. Levrault (Paris), 25, 485 p.

Deshayes G. P. (1832). — Encyclopédie méthodique ; Histoire naturelle des vers. Agasse (Paris), t. 2, pt. 2, p. 1-594 et t. 3, p. 595-1152.

Dieni I., Massari F. et Montanari L. (1966). — Il paleogene dei dintorni di Orosei (Sardegna). *Msm. Soc. ital. sci. nat. museo civico storia nat. Milano*, 14, 3, p. 139-183 ; 4 pl. dans le texte ; pl. 8-11 hors texte.

Doncieux L. (1905). — Catalogue descriptif des fossiles nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault ; Première partie — Montagne Noire et Minervois. *Ann. Univ. Lyon* (n. s.) 1, 17, p. 1-128, 3 figs., 5 pl.

— (1926). — Catalogue descriptif des fossiles nummulitiques de l'Aude et de l'Hérault ; Deuxième partie — Corbières septentrionales. *Ann. Univ. Lyon* (n. s.) 1, 45, p. 1-99, 33 figs., 8 pl.

Douvillé H. (1905a). — Le terrain nummulitique dans le bassin de l'Adour. *B. soc. géol. France*, (4), 5, p. 9-57, 1 fig.

— (1905b). — Les foraminifères dans le Tertiaire de Bornéo. *B. soc. géol. France*, (4), 5, p. 435-464, 2 figs., pl. 14.

— (1911). — Les foraminifères dans le Tertiaire des Philippines. *Philippins J. Sci.* (sect. D) 6, 2, p. 53-80, 9 figs., 4 pl.

— (1916). — Le Crétacé et le Tertiaire aux environs de Thônes (Haute-Savoie). *C. R. Acad. Sci.* (Paris), 163, p. 324-331, 2 figs.

— (1919). — L'Éocène inférieur en Aquitaine et dans les Pyrénées. *Mém. serv. carte géol. France*, 84 p., 14 figs., 8 pal.

— (1930). — L'Éocène du Béarn ; Appendice I — Description de la faune de Biron. *B. soc. géol. France* (4), 29, p. 329-90, pl. 29-32.

Drobne K. et Hottinger L. (1971). — Broeckinella und Saudia (Foraminiferida) aus dem Nordwestlicben Teil Jugoslawiens ; ihre Morphologie und ihre stratigraphisehe Verbreitung. *Razprave* (Ljubljana), 14/7, p. 215-237, 5 figs., 4 pl.

Drooger C. W. (1960). — Some early Rotalid Foraminifera. *K. nederl. Akad. Wetensch. Proc.* (B), 63, p. 287-334, 3 figs., 5 pl.

Eames F. E., Banner F. T., Blow W. H. et Clarke W. J. (1962). — Fundamentals of Mid-Tertiary stratigraphical correlation. Univ. Press (Cambridge, U.K.), 183 p., 20 figs., 17 pl.

Source : MNHN, Paris

Eames F. E. et Clarke W. J. (1967). — A Paleocene Heterostegina. *Paleontology* (London), 10, pl. 2, p. 314-316, pl. 51, figs. 13-15.

Eckert H. R. (1963). — Die obereocaenen Globigerinen-Schiefer (Stad- und Schimbergschiefer) zwischen Pilatus und Schrattenfluh. *Eclogae geol. Helv.*, 56, 2, p. 1001-1072, 35 figs., 7 pl.

Ellis B. F. et Messina A. R. (1940). — Catalogue of Foraminifera. Amer. Mus. Nat. Hist. New York.

— (1967). — Catalogue of Index Foraminifera, Vol. 3. Amer. Mus. Nat. Hist. New York.

Ferrer J. (1971). — El Paleoceno y Eoceno del borde sur-oriental de la depresion del Ebro (Cataluña). *Mém. suisses Paléont.*, 90, 70 p., 50 figs., 6 tabl., 8 pl., 8 cartes géol.

Ferrer J., Le Calvez Y., Luterbacher H., Premoli Silva I. (1973). — Contribution à l'étude des foraminifères ilerdiens de la région de Tremp (Catalogne). *Mém. Mus. hist. nat.* (Paris), (n. sér. C) 29, 78 p., 27 figs., 12 pl., 2 tbl. h. t.

Fornasini C. (1904). — Illustrazione di specie orbignyane di « Nummulitidae » istituite nel 1826. *B. soc. geol. Ital.* (Rome), 22, 3, p. 395-398, pl. 14.

Foucault A. (1964). — Sur les rapports entre les zones prébétiques et subbétiques entre Cazorla (prov. de Jaén) et Huéscar (prov. de Grenade, Espagne). *Geol. Mijnbouw*, 43, p. 268-272, 2 figs.

Frost S. H. (1974). — Evolution in the Sulcoperculina — Sulcorbitoides Foraminiferal Lineage, Upper Cretaceous, Puerto Rico. *Verh. Naturf. Ges. Basel*, 84, (1), p. 265-279, 1 fig., 5 pl.

Gill W. D. (1953). — Facies and Fauna in the Bhadrar Beds of the Punjab Salt Range, Pakistan. *J. Paleont.* 27, 6, p. 824-844, 3 figs., 4 pl.

Golev B. T. (1961). — Sur le genre Operculinoides Hanzawa. *Voprosy Micropaleont.* SSSR, 5, 112-120, 1 fig., 2 pl. (en russe ; traduction BRGM (Paris), 3578).

— (1965). — Zur Frage der Morphologie und Systematik der Unterfamilie Nummulitinae. *Verh. Geol. B.-A. Wien*, Sonderh. G., p. 265-287, 5 figs., 3 pl.

— (1974). — On the small Operculinae from the Eocene of the Bakhchisarai region of the Crimea. Paleont. Sbornik, 10, p. 27-33, 1 fig., 1 pl. (en russe, résumé anglais).

Gregorio A. de (1894). — Description des faunes tertiaires de la Vénétie ; fossiles des environs de Bassano, surtout du Tertiaire inférieur de l'horizon à Conus diversiformis Desh. et Serpula spirulaea Lamk. *Ann. geol. paleont.* (Palermo), 13, 40 p., 5 pl.

Gronovius L. T. (1781). — Zoophylacii Gronoviani. Haak et Soc. (Leyden), fasc. 3, p. 241-380, pl. 18-20.

Gümbel C. W. (1868). — Beiträge zur Foraminiferenfauna der nordalpinen Eocaengebilde. *Abh. K. bayr. Akad. Wiss. II*, 10, 2, 152 p., 4 pl.

Hantken M. (1871). — Die geologischen Verhältnisse des Graner Braunkohlengebietes. Jb. ung. geol. Anst. I (en hongrois, traduction en allemand, *ibid.*, 1872, 140 p., 5 pl.).

— (1878). — Der Kohlenbergbau und die Braunkohlenflöze in den Ländern der ungarischen Krone (monogr. en hongrois, Budapest).

Hansen H. J. (1972). — Pore pseudopodia and sieve plates of Amphistegina. *Micropaleont.* (N. Y.), 18, 2 p. 223-230.

Hansen H. et Reiss Z. (1971). — Electron microscopy of rotaliacean wall structures. *Medd. dansk. geol. Foren.* 20, p. 329-346.

Hanzawa S. (1939). — Revision of « Nummulites » cumingii (Carpenter). *Jap. J. Geol. Geogr.*, 16, 3-4, p. 225-232., pl. 15, 16.

— (1962). — Upper Cretaceous and Tertiary three layered larger foraminifera and their allied forms. *Micropaleont.* (N. Y.), 8, 2, p. 129-186, pl. 1-8, 1 tbl. h. t.

— (1965). — The Ontogeny and the Evolution of Larger Foraminifera. *Sci. Rep. Tohoku Univ.* (2. Ser.) Geol., 36, 2, p. 239-256, 1 tab., pl. 30-40.

Hanzawa S. et Hashimoto W. (1970). — Larger Foraminifera from the Philippines. Part I. *Geol. Paleont. Southeast Asia*, 8, p. 187-230, pl. 35-38.

Haynes J. (1962). — Operculina and Associated Foraminifera from the Paleocene of the N. E. Fezzan, Libya. *Contr. Cushm. Found. Foram. Res.*, 13, 3, p. 90-97, 3 figs., pl. 17, 18.

Hébert E. (1884). — Compte rendu de l'Excursion du mardi 26 septembre de Saint-Girons à Sainte-Croix. *B. soc. géol. France*, (3), 10, fasc. 7, p. 614-622, 2 figs.

Source : MNHN, Paris

Henson F. R. S. (1937). — Larger foraminifera from Aintab, Turkish Syria. *Eclogae geol. helv.* 30, p. 45-57, pl. 2-6.

— (1948). — Larger imperforate Foraminifera of south-western Asia. British Mus. Nat. Hist. (Londres), 127 p., 15 figs., 16 pl.

Herb R. et Hekel H. (1975). — Nummuliten aus dem Obereocaen von Possagno. *Schweiz. Paläont. Abh.*, 97, p. 113-135, 45 figs., 5 pl.

Hinte J. E. van (1963). — Zur Stratigraphie und Mikropaläontologie der Oberkreide und des Eocaens des Krappfeldes (Kärnten). *Jahrb. Geol. Bundesanst. Wien*, Sonderbd. 8, 147 p., 15 figs., 22 pl.

Hinte J. van et Wong Th. E. (1975). — Nummulites rockallensis n. sp. from the upper Paleocene of Rockall plateau (North Atlantic). *J. Foraminif. Res.*, 5, p. 90-101, 7 figs, 3 pl.

Hofker J. sen. (1927). — The foraminifera of the Siboga Expedition ; pt. 1. *Monogr. Siboga Exped. 1899-1900* (Leiden), 4, 11 figs. 38 pl.

— (1933). — Foraminifera of the Malay Archipelago. (Papers Mortensens Pacific Exped. 1914-1916, part 62). *Meddel. Dansk. Naturh. Foren.* (Copenhague) 93, p. 148, p. 71-167, 35 figs., pl. 2-6.

— (1968a). — Studies of Foraminifera, pt. 1 : General problems. *Publ. Natuurhist. Genootsch. Limburg*, 18, 1 — 2, p. 5-135, 15 figs., 24 pl.

— (1968b). — Foraminifera from the bay of Jakarta, Java. *Bijdragen Dierkunde*, 37, p. 11-59, 2 figs., 12 pl.

— (1971). — Studies of Foraminifera. Part III — Systematic Problems. *Publ. notuurhist. Genootsch. Limburg*, 21, 1-3, 202 p., figs. 27-40, pl. 55-109.

Hottinger L. (1958). — Geologie du Mt. Cayla (Aude, Aquitaine orientale). *Eclogae geol. Helv.*, 51, 2, p. 437-452, 8 figs., 1 carte h. t.

— (1960). — Recherches sur les Alvéolines du Paléocène et de l'Éocène. *Mém. suisses Paléont.*, 75/76, 243 p., 117 figs., 1 thl., 18 pl. dépliantes.

— (1963a). — Les alvéolines paléogènes, exemple d'un genre polybylétique. In : v. Koenigswald et al. ed. — Evolutionary Trends in Foraminifera. Elsevier (Amsterdam), p. 298-314, 3 figs.

— (1963b). — Documents micropaléontologiques sur le Maroc. Remarques générales et bibliographie analytique. *Notes serv. géol. Maroc*, 21, n° 156, p. 7-39, 1 fig.

— (1964). — Les genres Operculina et Heterostegina (Foraminifères) et leur utilité stratigraphique. Colloque Paléogène Bordeaux 1962, *Mém. B.R.G.M.* (Paris), 28, p. 1013-1031, 7 pl.

— (1966). — Heterostegina, Grzybowskia et Spiroclypeus néogènes du Maroc. In : Drooger et al. ed. Proc. 3. sess. Berne Comm. mediterr. neogene stratigr. Brill. (Leiden), p. 61-69, pl. 13-16.

— (1967). — Foraminifères du Mésozoïque marocain. *Mém. serv. géol. Maroc*, 209, 129 p., 61 figs., 20 pl. dépliantes.

— (1971). — Larger Foraminifera common to mediterranean and indian Paleocene and Eocene Formations. *Ann. Inst. Geol. Hung.*, 54, 4 (I), p. 145-151, 1 fig., 3 pl.

— (1975). — Late Oligocene Larger Foraminifera from Koko Guyot. *Initial Repts. D.S.D.P.* (Washington) 32, p. 825-826, 3 figs.

Hottinger L. et Dreher D. (1974). — Differentiation of Protoplasm in Nummulitidae (Foraminifera) from Elat, Red Sea. *Mar. biol.* 25, p. 41-61, 11 figs.

Hottinger L., Schaub H. et Vonderschmitt L. (1956). — Zur Stratigraphie des Lutétien im Adour-Becken. *Eclogae geol. Helv.*, (49 2), p. 453-468, 5 figs., 2 tblx.

Jrannet A., Leupold W. et Buck P. D. (1935). — Stratigraphische Profile des Nummulitikums von Einsiedeln-Iberg. *Berichte Schwyzerische Naturf. Gesellsch.* Jg. 1932/35, p. 35-51, 1 pl.

Jung P. (1970). — Torreites sanchezi (Douvillé) from Jamaica. *Paleontogr. amer.* (VII), 42, p. 3-14, 1 fig., 3 pl.

Kaever M. (1970). — Die alttertiären Grossforaminiferen Südost-Afghanistans unter besonderer Berücksichtigung der Nummulitiden-Morphologie, Taxonomie und Biostratigraphie. — *Münster. Forsch. Geol. Paläont.*, 16/17, 400 p., 30 figs., 13 pl., 19 tablx.

Kapellos C. (1973). — Biostratigraphie des Gurnigelflysches. *Mém. suisses Paléont.* 96, 127 p., 276, figs., 49 pl.

Kaufmann, F. J. (1867). — Der Pilatus. *Betr. geol. Karte Schweiz*, 5, 169 p., 11 pl.

Source : MNHN, Paris

— (1877). — Kalkstein- und Schiefergebiete der Kantone Schwyz und Zug und des Bürgenstocks bei Stans. *Beitr. geol. Karte Schweiz*, 14, fasc. 2, 180 p., 5 pl.

Kecskemeti T. (1970). — Probleme der Systematik der Familie Nummulitidae. B. *hungarian Geol. Soc.*, 100, p. 150-159, 1 fig. (en bongrois).

Kecskemeti T. et Vanovà M. (1972). — Nummulites of the Dorogstúrovo basin. *Zbor. geol. Zapadne Karpaty*, 17, p. 105-145, 2 figs., 5 pl.

Köhler E. (1967). — Grossforaminiferen und Stratigraphie des Palãogens des Rajec- und Turiec-Kessels (West-Karpaten). *Science of the earth* (Bratislava), *geologica*, vol. 5, 87 p., 14 pl.

Küpper K. (1957). — Description of Heterostegina qatarensis. In : Houbolt J. — Surface sediments of the Persian Gulf near the Qatar Peninsula ; Appendix 1. Min. Geol. Inst. Rijks Univ. (Utrecbt), p. 103.

Le Calvez Y. (1965). — Foraminifères. In : Guilcher at al. — Mayotte. Ed. ORSTOM (Paris), p. 181-198, pl. 13-16, tabl. 16-24.

Le Roy L. W. (1953). — Biostretigraphy of tbe Maqfi Section, Egypt. *Mem. Geol. Soc. Amer.*, 54, 58 p., 4 figs., 14 pl.

Leymerie A. (1846). — Mémoire sur le terrain à Nummulites (épicrétacé) des Corbières et de la Montagne Noire. *Mém. soc. géol. France*, (2) 1, p. 337-373, pl. 13.

Lipparini T. (1939). — Foreminiferi oligocenici di Umm el-Breicat (Derna). *Ann. Museo libico storia nat.* 1, p. 287-299, 11 figs.

Llurca F. G. (1929). — Los nummulitidos de España. *Mem. Com. investig. paleont. prehist.* (Madrid), 36, 400 p. 34 pl.

Loeblich A. R. et Tappan H. (1964). — Protista 2. Treatise on Invertebrate Paleont. Part C. Univ. Kansas press., 2 vol., 900 p., 653 figs.

Luterbacher H. (1973). — La seccion tipo del piso ilerdense. 13. Coloquio Europ. Micropal. España (ENADIMSA, Madrid). p. 113-140.

Lutze G. F. (1968a). — Jahresgang der Foraminiferen-Faunen in der Bottsand-Lagune (westlicbe Ostsee). *Meyniana* (Kiel) 18, p. 13-30, 21 figs., 1 pl., 1 tbl.

— (1968b). — Siedlungsstrukturen rezenter Foraminiferen. *Meyniana* (Kiel) 18, p. 31-34, 8 figs.

Lutze G. F., Grabert B. und Seiboln E. (1971). — Lebendbeobachtungen an Grossforaminiferen (Heterostegina) aus dem Persiscben Golf. *Meteor. Forsch.-Ergebn.* C 6, p. 21-40, 10 figs., 3 pl.

Lys M. (1949). — Fichier Alcide d'Orbigny. Espèces de Foraminifères décrites ou figurées dans ses ouvrages ou dans les Planches Inédites. Institut Français du Pétrole (Paris), microfilm.

Mangin J.-P. (1955). — Étude sur Operculina heberti Munier-Chalmas, 1882. B. *scientifique Bourgogne*, 15, p. 241-251, 2 figs., pl. 3.

— (1958). — Le Nummulitique sud-pyrénéen à l'Ouest de l'Aragon. Tbèse Fac. Sc. Dijon. 45. *Pirineos* 51-58, 631 p., 113 figs., 1 carte h. t.

Martini J. (1958). — Étude de l'Éocène inférieur et moyen des chaînes subalpines savoyardes. *Arch. Sci.* (Genève), 21, 1, p. 35-70, 8 figs.

Massieux M. (1973). — Micropaléontologie stratigraphique de l'Éocène des Corbières septentrionales (Aude). *Cahiers paléont.* (CNRS, Paris), 130 p., 17 figs., 29 pl., 1 carte h. t.

Mayer-Eymar K. (1876). — Systematisches Verzeicbnis der Versteinerungen des Parisian der Umgegend von Einsiedeln. *Beitr. Geol. Karte Schweiz*, 14, Abt. 2, 100 p., 4 pl.

Michelotti G. (1841). — Saggio storico dei Rizopodi caratteristici dei terreni sopracretacei. *Mem. Fis. Soc. Ital. Sci.* (Modena) 22, p. 253-302, 3 pl.

Möbius K. (1880). — Foraminifera von Mauritius. In : Möbius K., Ricbters F. et Martens E. — Beitr. Meeresfauna Mauritius und Seychellen (Gutmann, Berlin), p. 65-108, 14 pl.

Moncharmont Zei M. (1968). — I foraminiferi di alcuni campioni di fondo prelevati lungo la costa di Beirut (Libano). B. *Soc. Natur. Napoli*, 77, p. 3-33, 7 figs, 6 pl.

Müller-Merz E. (1977). — Strukturanalyse ausgewählter rotaloïder Foraminiferen. (à paraître dans *Mém. Suisses Paléont.*, Bâle).

Mutti E., Luterbachea H., Fearer J. et Rosell J. (1972). — Sebama stratigraphico e lineamenti di facies del Paleogene merino nella zona centrale subpirenaica tra Tremp (Catalogna) e Pamplona (Navarra). *Mem. Soc. Geol. Ital.* 11, p. 391-416, 10 figs., 1 tbl.

Source : MNHN, Paris

Nagappa Y. (1959). — Note on Operculinoides Hanzawa 1935. *Paleont.* (Londres), 2, pt. 1, p. 156-160, pl. 21-23.

Nemkov G. I. (1960). — The present membars of Nummulitidae family and their life history. *B. soc. sci. nat. Moscou*, p. 79-86, 16 figs. (en russe, résumé anglais).

— (1967). — Nummulitides of the Soviet Union and their biostratigraphic significance. *Proc. study geol. structure USSR* (New Ser.) 16, 317 p., 45 pl. (en russe).

Nemkov G. et Barkhatova N. (1961). — Nummulity, Assiliny i Operculiny Kryma. *Akad. Nauk. SSSR. Trudy*, 5, 124 p., 11 pl. (en russe).

Oppenheim P. (1896). — Das Alttertiär der Colli Berici in Venetien, die Stellung der Schichten von Priabona und die oligocäne Transgression im alpinen Europa. *Z. Deutsch. Geol. Ges.* (Berlin), 48, p. 27-152, pl. 2-5.

Orbigny A. d' (1826). — Tableau méthodique de la classe des Céphalopodes. *Ann. Sci. nat. Paris*, (1), 7, p. 96-314, pl. 10-17.

— (1839). — Foraminifères. In : Sagra R. de la, Histoire physique, politique et naturelle de l'île de Cuba. Bertrand (Paris), p. 1-224.

— (1850). — Prodrome de paléontologie stratigraphique universelle des animaux mollusques at rayonnés. Masson (Paris), 2 vol.

Palli Buxo L. (1972). — Estratigrafia del Paleogeno del Emporda y zonas limitrofes. *Publ. Geol. Universidad Autónoma, Barcelona*, 1, 338 p., 82 figs., 38 tabl., 2 cartes h. t. (thèse).

Palmer D. K. (1934). — Some large fossil foraminifera from Cuba. *Mem. Soc. cubana hist. nat.* (La Havanne), 8, p. 253-264, pl. 12-16.

Papp A. (1963). — Die biostratigraphische Gliederung des Neogens im Wiener Becken. *Mitt. Geol. Ges. Wien*, 56, 1, p. 225-289, 14 pl., 1 tbl.

— (1966). — Evolution von Nannoplankton und Foraminiferen im mittleren Neogen Mitteleuropas. Proc. Third sess. Comm. mediterr. neogene strat. Berne 1964 (Brill, Leiden), p. 70-77, pl. 18-21.

Papp A. et Küpper K. (1954). — The genus Heterostegina in the Upper Tertiary of Europe. *Contr. Cushm. Found. Foram. Res.*, 5, (3), p. 108-127, 5 figs., 2 tbl., pl. 20-23.

Parisch C. (1906). — Di alcune Nummuliti e Orbitoidi dell Appennino ligure-piemontese. *Mem. R. Acad. Sci. Torina*, (2), 57, p. 71-95, 2 pl.

Pavlovec R. (1966). — Zur Taxonomie der Nummulitinae — Operculina exiliformis n. sp. aus dem Paleogen im südlichen Slovenien. *Razprave* (Ljubljana), 9/6, p. 255-297, 5 figs., 5 pl., 6 tbl.

— (1969). — Istrian Nummulits with special regard to phylogenesis and paleoecology. *Razprave* (Ljubljana), 12/4, p. 155-206, 9 figs., 13 pl., 4 tabl.

Penecke K. A. (1885). — Das Eocän des Krappfeldes in Kärnten. *Sitzber. K. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Cl.*, 90, 1, p. 327-371, 5 pl.

Perconig E. (1972). — Heterostegina gomez-angulensis, nueva specie del Mioceno superior español y Heterostegina complanata Meneghini. *Rev. Espan. Micropaleont.* (N. extraord. 30. annivers. E. N. Adaro), p. 7-37, 12 figs., 6 pl.

Reguant S. (1968). — El eoceno marino da Vic (Barcelona). *Mem. inst. geol. min. España*, 68, 350 p., 64 figs., 35 pl.

Reichel M. (1937). — Étude sur las Alvéolines. *Abh. Schweiz. paleont. Ges.* 57 et 59, 147 p., 29 figs., 11 pl.

Reuss A. E. (1864). — Die fossilen Foraminiferen, Anthozoan und Bryozoen von Oderburg in Steiermark. *Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Cl.*, 23, 1, 38 p., 10 pl.

Rhumbler L. (1909). — Die Foraminiferen (Thalamopboren) der Plankton-Expedition. *Ergebn. Plankton-Exp. Humboldt-Stiftung 1889* (Kiel et Leipzig), III Lc, 331 p., 110 figs., 39 pl., 1 carte.

Ross A. C. (1972). — Biology and Ecology of Marginopora vertebralis (Foraminiferida) in the great Barrier Reef. *J. protozool.* 19, 1, p. 181-192, 27 figs.

Röttger R. (1972a). — Die Kultur von Heterostegina depressa (Foraminifera : Nummulitidae). *Mar. biol.*, 15, 2, p. 150-159, 6 figs.

— (1972b). — Analyse von Wachstumskurven von Heterostegina depressa (Foraminifera, Nummulitidae). *Mar. biol.*, 17, p. 228-242, 4 figs.

Source : MNHN, Paris

— (1973). — Die Ektoplasmahülle von Heterostegina depressa (Foraminifera, Nummulitidae). *Mar. biol.*, 21, p. 127-138, 13 figs.

— (1974). — Larger Foraminifera : Reproduction and Early stages of development in Heterostegina depressa. *Mar. biol.*, 26, p. 5-12, fi figs.

Roveda V. (1961). — Contributo allo studio di alcuni macroforaminiferi di Priabona. *Riv. ital. paleont.*, 67, 2, p. 153-224, pl. 14-19.

Rozlozsnik P. (1927). — Einleitung in das Studium der Nummulinen und Assilinen. *Mitt. Jahrb. K. ungar. geol. Anst.*, 26, p. 1-154, 43 figs., 1 pl.

— (1934). — Beiträge zur Geologie der Umgebung von Ajka (Bericht über die Aufnahmen in den Jahren 1920-1923). *Jahresber. K. ungar. Geol. Anst.* (Jahrg. 1917-24), p. 47-51, 4 figs.

Sachs K. N. (1957). — Restudy of some Cuban Larger Foraminifera. *Contr. Cush. Found. Foram. Res.*, 8, 3, p. 106-120, 4 pl.

Said R. (1949). — Foraminifera of the Northern Red Sea. *Cushman Lab. Foram. Res.*, spec. publ. 26, 43 p., 4 pl.

— (1962). — The Geology of Egypt. Elsevier (Amsterdam), 377 p., 71 figs., 10 pl.

Schafhäutl K. E. (1863). — Süd-Bayerns Lethaea Geognostica. Voss (Leipzig), 487 p., 86 pl.

Schaub H. (1951). — Stratigraphie und Paläontologie des Schlierenflysches. *Mém. Suisses Paléont.*, 68, 222 p., 335 figs., 9 pl.

— (1961). — Ueber die Genusnamen der Nummulitidae : Nummulites, Assilina und Operculina. *Eclogae geol. Helv.*, 54, 2, p. 566-569.

— (1963). — Ueber einige Entwicklungsreihen von Nummulites und Assilina und ihre stratigraphische Bedeutung. In : v. Koenigsweld et al. (ed.) — Evolutionary trends in Foraminifera. Elsevier (Amsterdam), p. 282-297, 5 figs.

— (1973). — La seccion de Campo (prov. de Huesce). 13. Coloquio Europ. Micropal. Espana (ENADIMSA, Madrid), p. 151-170, 5 figs.

Schaub H. et Schweighauser J. (1951). — Nummuliten und Discocyclinen aus dem tiefsten Untereocean von Gan. *Eclogae geol. Helv.*, 43, 2, p. 236-242, 7 figs.

Schwager C. (1883). — Die Foraminiferen aus den Eocaenablagerungen der Libyschen Wüste und Aegyptens. *Paleontogr.*, (3, fi), 30, p. 79-153, pl. 1-6.

Schweighauser J. (1953). — Mikropaläontologische und stratigraphische Untersuchungen im Paleoceen und Eocaen des Vicentin (Norditalien). *Schweiz. Paläont. Abh.*, 70, 97 p., 59 figs., 12 pl.

Seguenza G. (1880). — Le formazioni terziarie nelle provincia di Reggio (Calabria). *Mem. R. Accad. Lincei Roma, Cl. Sci. Fis. Math. Nat.*, (3), fi, p. 3-446, pl. 1-17.

Silvestri A. (1907). — Considerazioni paleontologiche et morphologiche sui generi Operculina, Heterostegina, Cycloclypeus. *B. Soc. geol. Ital.* (Rome), 26, p. 29-fi2, 2 pl.

— (1928). — Di alcune facies Litho — Paleontologiche del Terziario di Derna, nella Cirenaica. *B. Soc. geol. Ital.* (Rome), 37, p. 109-113, pl. 6.

— (1937). — Fossile eocenico singolare della Tripolitania. *B. Soc. geol. Ital.* (Rome), 56, p. 203-208, pl. 9.

Smout A. H. (1954). — Lower Tertiary Foraminifera of the Qatar Peninsula. British Museum Nat. Hist. (London), 96 p., 15 pl.

Smout A. H. et Eames F. E. (1960). — The distinction between Operculina and Operculinella. *Contr. Cushm. Found. Foram. Res.*, 11, 4, p. 109-114.

Tambareau Y. (1966). — Sur une nouvelle espèce d'Operculine cordelée, Operculina (Nummulitoides) azilensis nov. sp. *B. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 102, p. 301-307, 1 fig., pl. 3.

— (1967). — Sur une nouvelle espèce d'Operculine, Operculina tenuis n. sp. *B. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 103, p. 425-430, 3 figs., 1 pl.

— (1972). — Thanétien supérieur et Ilerdien inférieur des Petites Pyrénées, du Plantourel et des Chaînons audois. Trav. Lab. geol. pétrol. univ. Paul Sabatier, Toulouse (Thèse sci. nat.) 377 p., ronéot., 20 pl., 25 figs., 5 tblx., 1 carte h. t.

Tambareau Y. et Villatte J. (1974). — Le passage Thanétien-Ilerdien dans la région de Campo : Comparaison avec les Petites Pyrénées. *B. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 110, p. 340-360, 2 pl.

Source : MNHN, Paris

Tan Sin Hoky (1932). — On the Genus Cycloclypeus Carpenter. *Wetensch. Meded. Mijnbouw Nederl.-Indie*, 19, 141 p., 24 pl., 7 tbl. h. t.

Toumarkine M. (1968). — Étude micropaléontologique de l'Éocène marin du Mt. Cayla (Aude) et des écailles de Saint-Chinian (Hérault). *B. Soc. Géol. France*, (7), 9, p. 355-366, 2 figs.

Towe K. M. et Cifelli R. (1967). — Wall ultrastructure in the calcareous foraminifera : crystallographic aspects and a model for calcification. *J. Paleont.*, 41, 3, p. 742-762.

Uhlig V. (1886). — Ueber eine Mikrofauna aus dem Alttertiär der westgalizischen Karpathen. *Jahrb. geol. Reichsanst. Wien*, 36, p. 141-214, pl. 2-5.

Vlerk I. M. van der (1925). — A study of tertiary foraminifera from the « Tidoengesche Landen » (East Borneo). *Wetensch. Meded. Dienst Mijnb.*, 3, p. 13-18, 6 pl.

Vlerk I. M. van der et Bannink D. D. (1969). — Biometrical investigations on Operculina. *Proc. Kon. nederl. Akad. Wetensch.*, (B), 72, 3, p. 169-174, 1 pl., 3 figs.

Vlerk I. M. van der, Bock I. F. et Sirotti A. (1972). — Biometrical investigations on Operculina and Lepidocyclina. *B. Soc. Paleont. Ital.*, 11, 1, p. 86-99, 8 figs., 3 tbl.

Vaughan T. W. (1928). — New species of Operculina and Discocyclina from the Ocala Limestone. *Geol. Survey Florida, 19th report* (1926-27), p. 155-165, 2 pl.

Vaughan T. W. et Cole W. S. (1936). — New Tertiary foraminifera of the genera Operculina and Operculinoides from North America and the West Indies. *Proc. U.S. Nat. Mus.* (Washington D.C.), 83, no. 2996, p. 487-496, pl. 35-38.

— (1941). — Preliminary report on the Cretaceous and Tertiary larger Foraminifera of Trinidad, British West Indies. *Geol. Soc. Amer. special papers*, 30, p. 1-85, 88-137, 2 figs., 45 pl., 3 tbl.

Verbeek R. D. M. et Fennema R. (1896). — Description géologique de Java et Madoura. Stemler (Amsterdam). t. 2, p. 925-1183, 11 pl.

Villatte J. (1962). — Étude stratigraphique et paléontologique du Montien des Petites Pyrénées et du Plantaurel. Privat (Toulouse), 331 p., 22 pl., 1 carte h. t.

— (1968). — Découverte d'une espèce du genre Nummulitoides Abrard, 1955 dans la zone à Operculina heberti-Discocyclina seunesi du Thanétien des Petites Pyrénées. *C. R. séances soc. géol. France*, 1968/9, p. 299-300, 4 figs.

Vitalis-Zilahy L. (1963). — Phylogeny of Heterosteginae (Foraminifera) and pathological changes in Operculinella species. *Acta Biol. Hung.*, 14 (1), p. 33-43, 4 figs.

— (1966). — The Phylogeny of the subfamily Heterosteginae (Foraminifera : Nummulitidae). *Acta Zool. Hung.*, 12, (1-2), p. 211-234, 6 pl.

Wengen W. (1927). — Phylogenetic Considerations of the Nummulinidae. *Handel. 4. Ned.-Ind. Natuurwetensch. congr.* (Weltevreden, Java), Geogr.-Geol. Sect., p. 448-466, 3 figs.

Wbipple G. L. (1932). — Eocene foraminifera. In : Hoffmeister J. E. — Geology of Eua, Tonga. *B. Bernice Bishop Mus.* (Honolulu), 96, p. 79-86, pl. 20-22.

Witt Puyt J. F. C. de (1941). — Geologische und Paläontologische Beschreibung der Umgebung von Ljubuski, Hercegovina. *Publ. geogr. mineral.-geol. inst. Rijksuniv. Utrecht*, physiogr.-geol. reeks 11/2, 98 p., 5 pl., 2 cartes h. t. (thèse).

Wolff W. (1900). — Versteinerungen des Tertiärs. In : Bornhardt W. — Deutsch-Ost-Africa. Reiner (Berlin), 7, 2, p. 527-577, fig. 53.

Yabe H. (1918). — Notes on Operculina-rocks from Japan, with remarks on « Nummulites » cumingii Carpenter. *Sci. Rep. Tohoku imp. univ.* (Sendai, Japan), (2, geol.), 4, p. 104-126, pl. 17.

Yabe H. et Hanzawa S. (1930). — Tertiary foraminiferous rocks of Taiwan (Formosa). *Sci. Rep. Tohoku imp. univ.* (Sendai, Japan), (2, geol.), 14, p. 1-46, 1 fig. 16 pl.

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

6 564 022 6 76

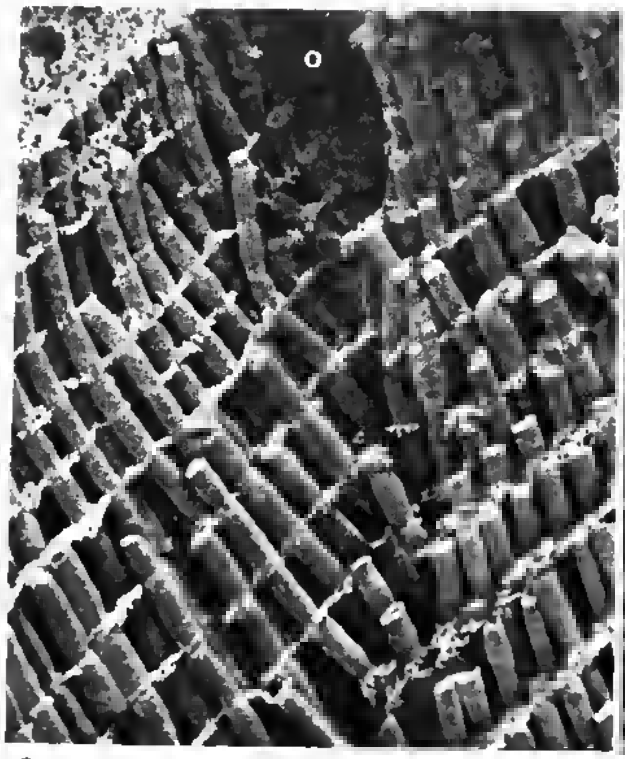
Source : MNHN, Paris

PLANCHES

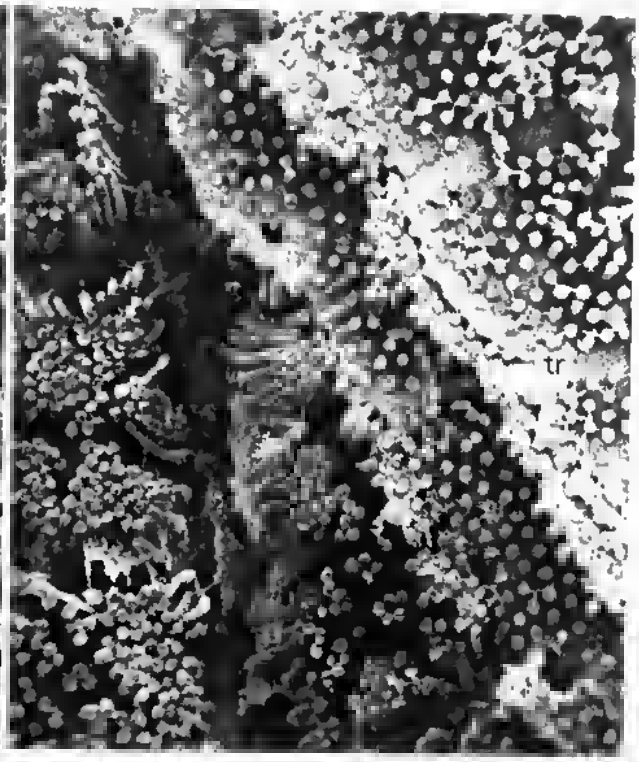
BIBL. DU
MUSEUM
PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 1

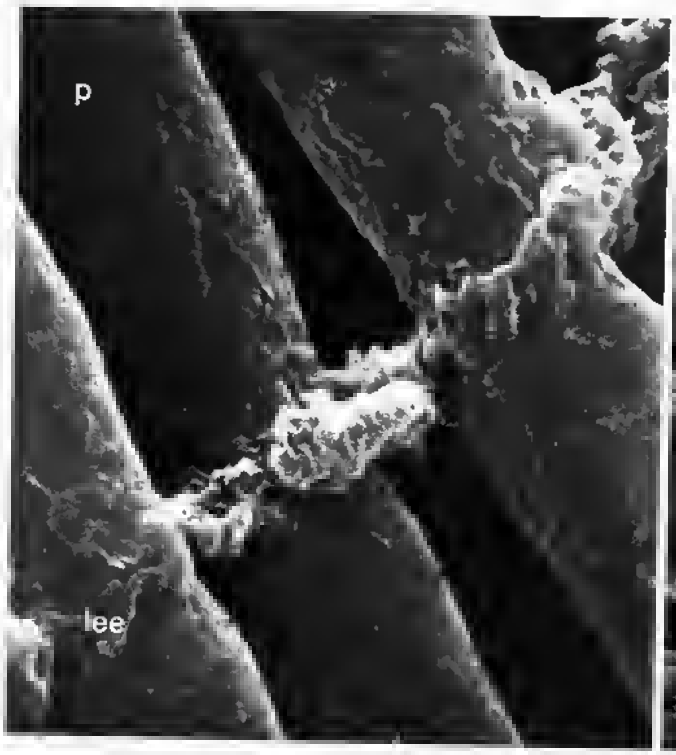


a



c

b



d

Source : MNHN, Paris

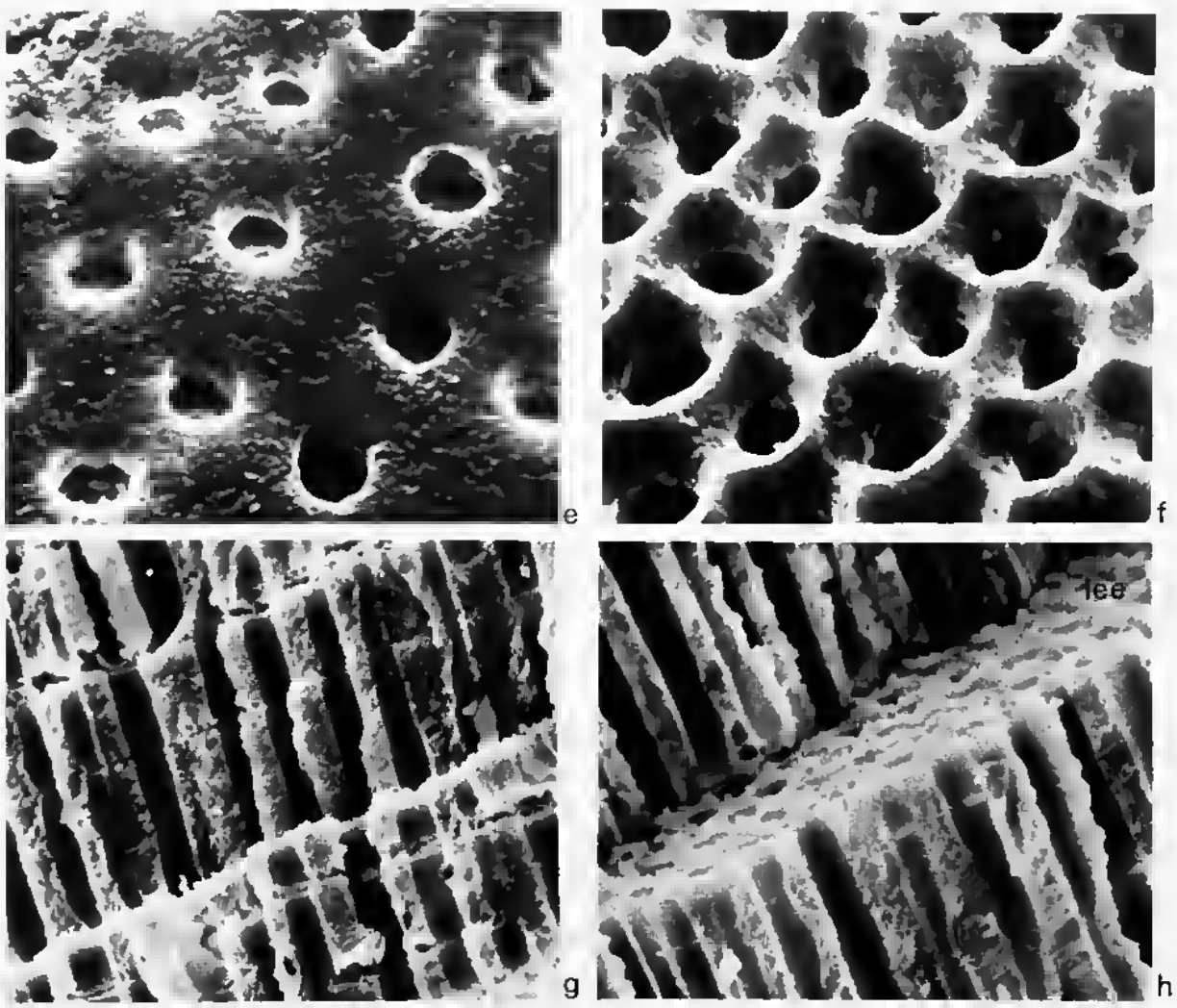


PLANCHE 1. — Pores et lamelles. Répliques des cavités du test en Araldite vues au microscope électronique à balayage. *Nummulites partschi*, forme A, provenant de Gan-Bos d'Arros (Basses-Pyrénées), Eocène inférieur. — a) Paroi latérale perforée avec pilier ornemental (o), vue en section axiale. × 1 000. — b) Détail montrant la surface interne des pores (p) et la nature réticulée de la cavité créée par la dissolution de la matière organique aux limites des lamelles externes (lee). × 11 000. — c) Paroi latérale, perforée vue en section tangentielle. Remarquer la trace laissée par les canaux trabéculaires (tr) traversant les lamelles en oblique. × 500. — d) Détail montrant un canal trabéculaire (tr) traversant en oblique une limite entre deux lamelles externes, successives. × 1 000.

e-h. — Pores et lamelles. Coquille fossile vue au microscope électronique à balayage. *Assilina placentula*, forme A. Gan-Bos d'Arros, Eocène inférieur. — e, f) Paroi latérale perforée. Surface externe (e) et interne (f). × 5 500. — g, h) Section axiale du test montrant les sections longitudinales des pores (g) et les limites des lamelles dont une (lee, fig. h) est dégagée superficiellement.

Source : MNHN, Paris

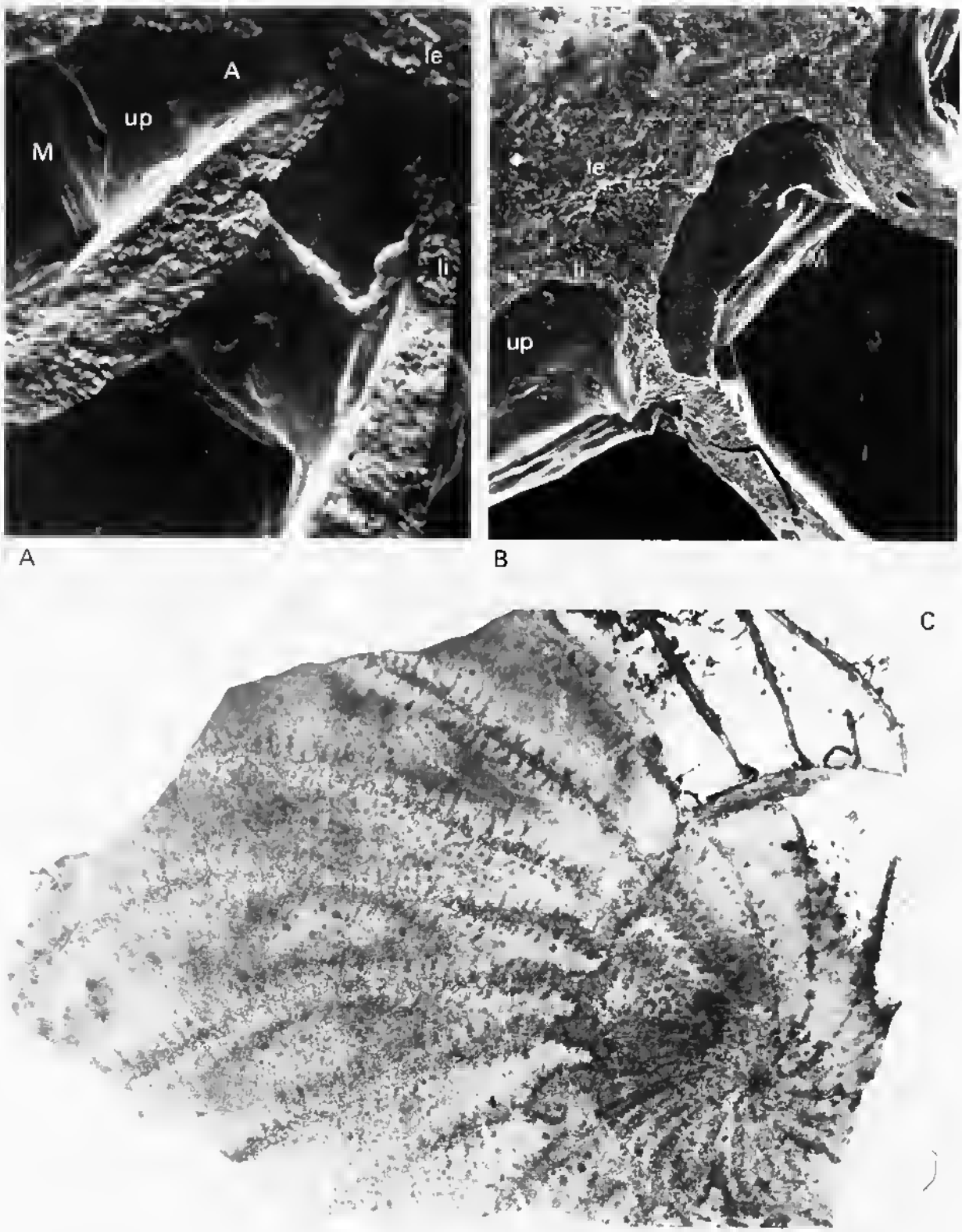


PLANCHE 2. — A, B : Signification des termes « involute » et « évolute » chez les Operculinidés : *Operculina ammonoides*, formes mégalosphériques, récentes, provenant d'Elat, Mer Rouge. Coupes tangentielles vues au microscope électronique à balayage. × 500. — A : Forme involute montrant l'extension alaire (A) de la loge en vue latérale. — B : Forme évolute sans extension alaire.

LEGENDE : A = extension alaire de la loge, le = lamelle externe, li = linéament interne, M = corde marginale, up = plaque ombilicale.

C : Trabécules nummulitoïdes chez un Nummulitidé totalement évolute : *Nummulites giganteus* (Mayer-Eymar). Coupe tangentielle. × 20. Microscope optique. Eocène inférieur de la Crimée, URSS.

Source : MNHN, Paris

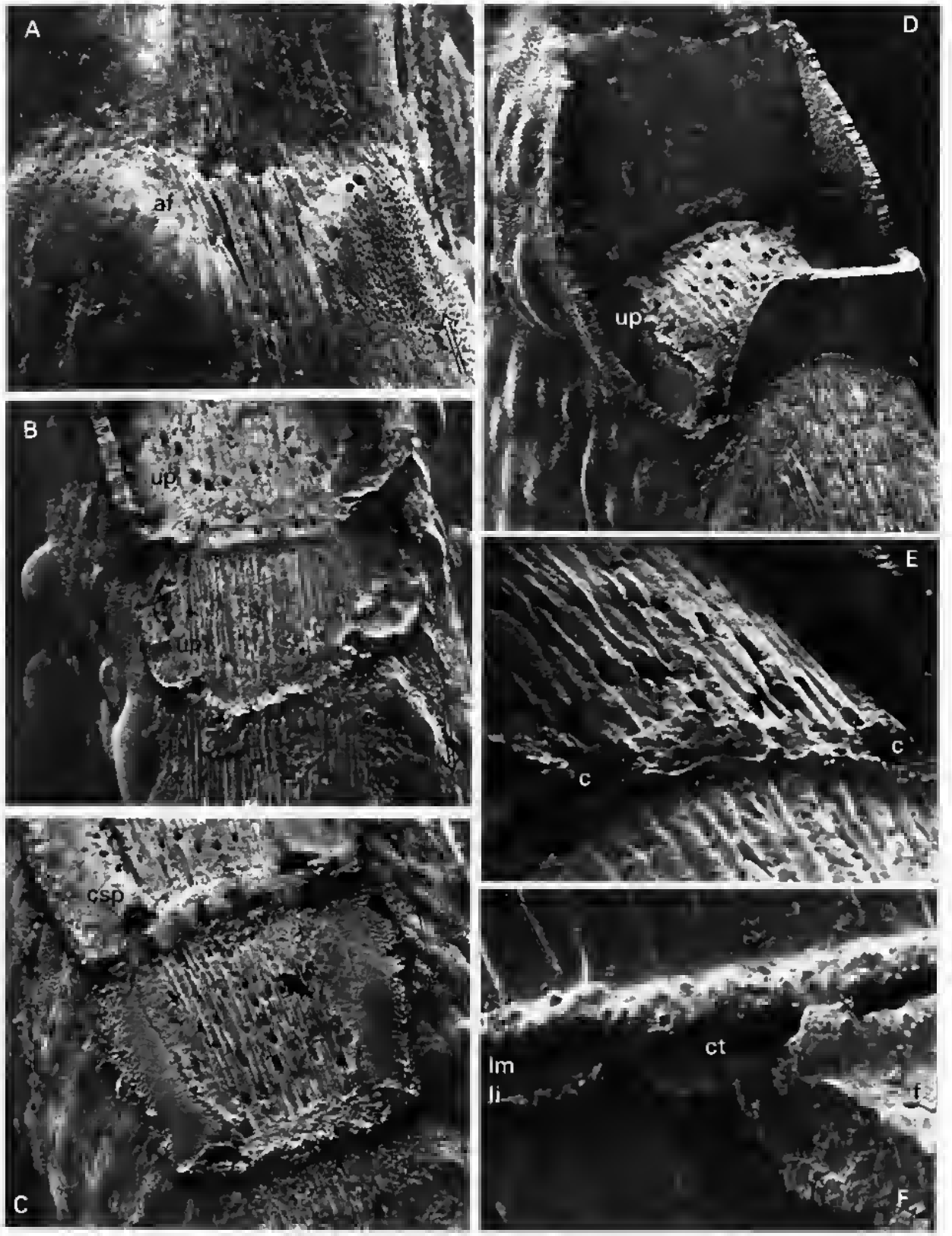


PLANCHE 3. — Face orale et plaque ombilicale de la dernière loge. Spécimens récents de la Mer Rouge, vus au microscope électronique à balayage. A : *Heterostegina depressa*; B-F : *Operculina ammonoides*. La flèche indique la direction de la croissance. — A) Face orale (af) avec système marginal et ses ouvertures à la base de la paroi orale. × 500. — B) Plancher spiral de la dernière loge montrant la plaque ombilicale (up) et les passages reliant la cavité de la loge avec le système de canaux marginaux du tour précédent. × 240. — C) Plancher spiral de la dernière loge montrant en particulier les débouchés des canaux spiraux (csp) dans les canaux latéraux du système intraseptal. × 240. — D) Fente orale temporaire à la base de la face orale et foramen principal résorbé dans l'avant-dernier septum. × 240. — E) Communication (c) entre le canal spiral et la fente temporaire à la base de la face orale. × 600. — F) Fente temporaire (ct) à la base de la face orale et coupe de la paroi orale. × 1 200.

LÉGENDE : af : face orale; e : lieu de communication entre le canal spiral et la fente orale temporaire; csp : canal spiral; ct : fente orale temporaire; le : lamelle externe; li : lamelle interne; lm : couche médiane (« median layer »); up : plaque ombilicale.

Source : MNHN, Paris

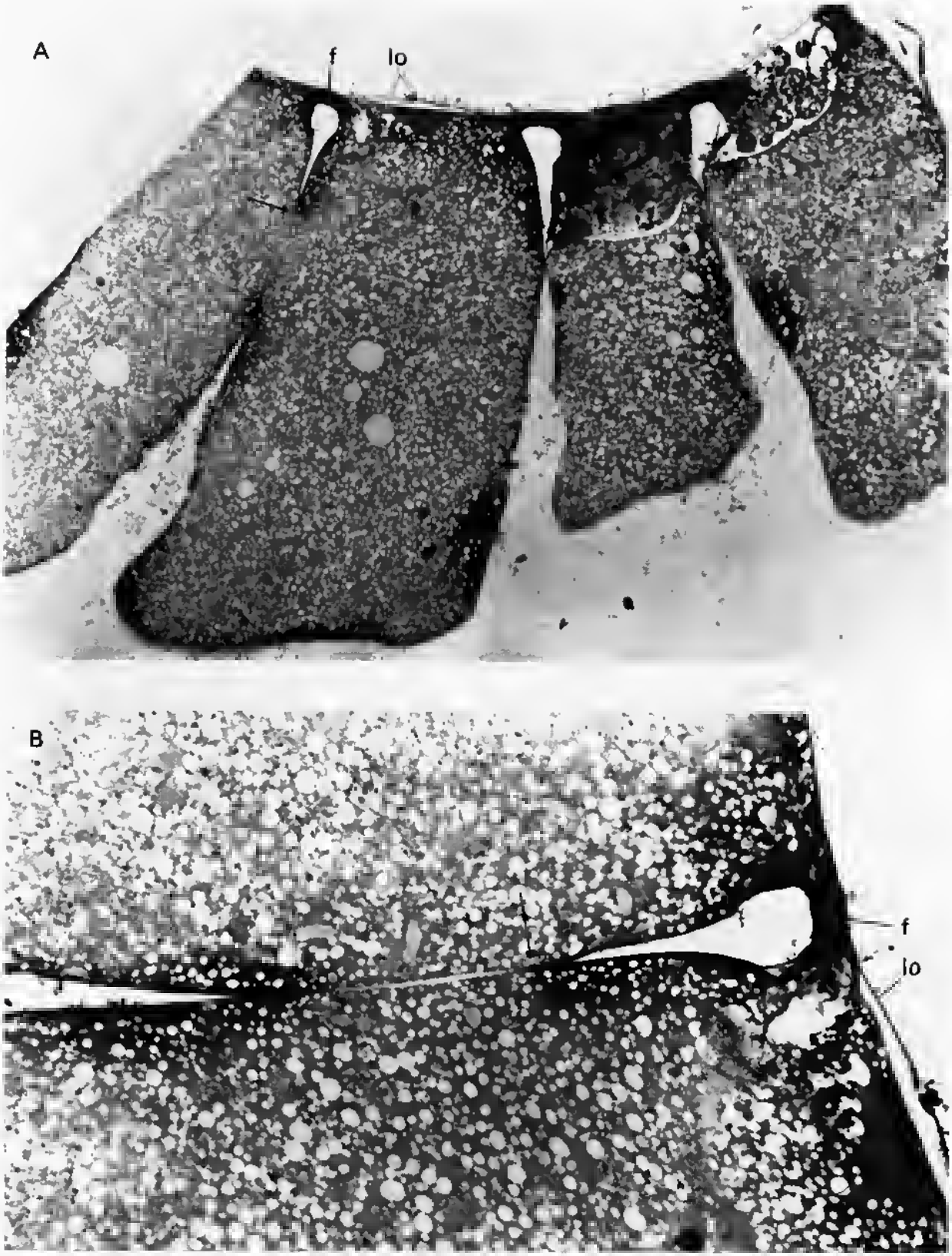


PLANCHE 4. — Décollement latéral des septes chez *Operculina ammonoides* provenant d'Elat, Mer Rouge. — Coupe semifine, parallèle à l'équatoriale du protoplasme de quatre loges du dernier tour. Microscope ordinaire; fig. A × 200, fig. B × 500.

Les flèches indiquent l'endroit où le linéament organique (lo) tapissant le septum des deux côtés s'arrête en indiquant la largeur de la brèche créée par le décollement du septum. Le protoplasme des deux chambres voisines ne communique pas à travers la brèche, étant séparé par les membranes primaires. f = foramen principal.

Source : MNHN, Paris

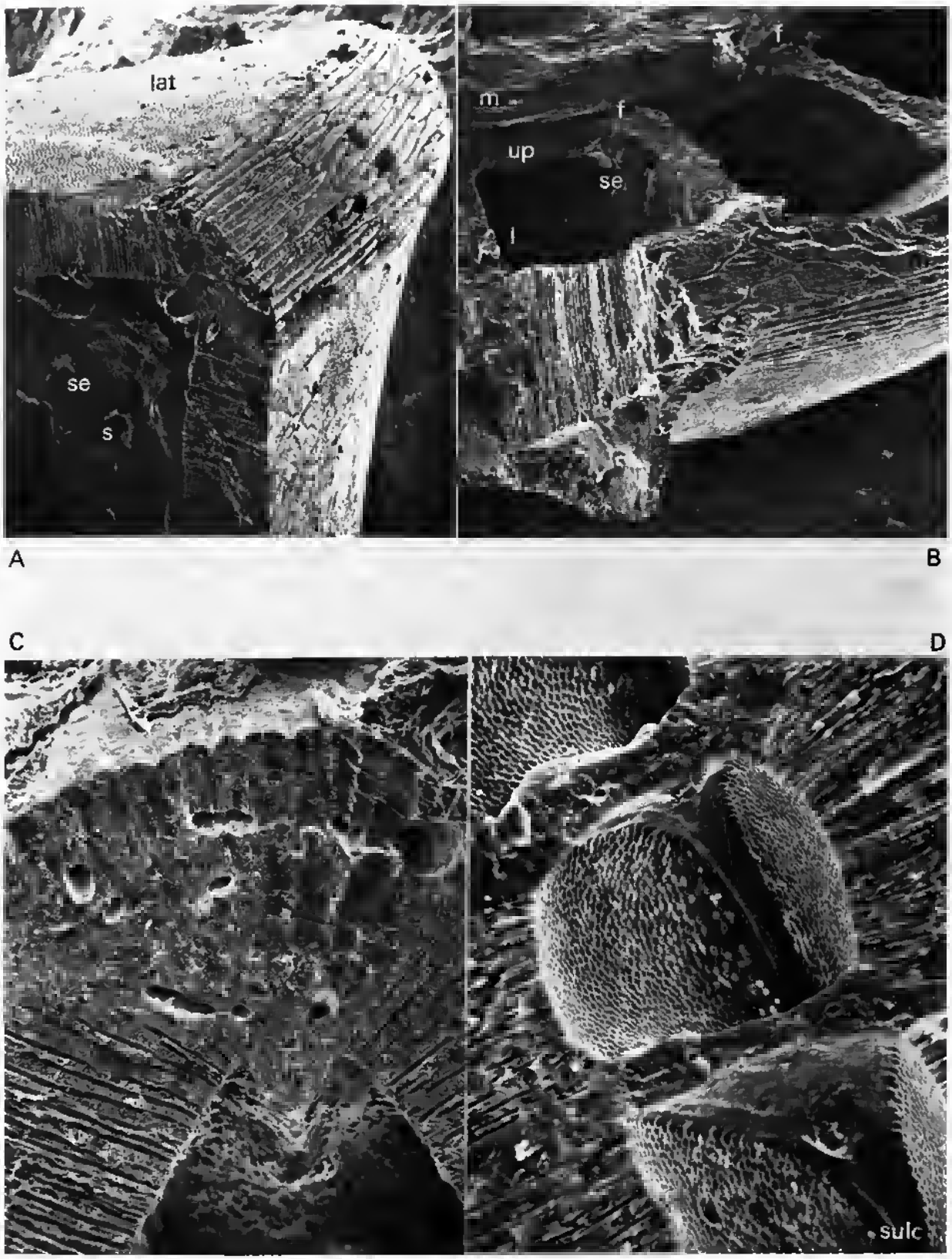


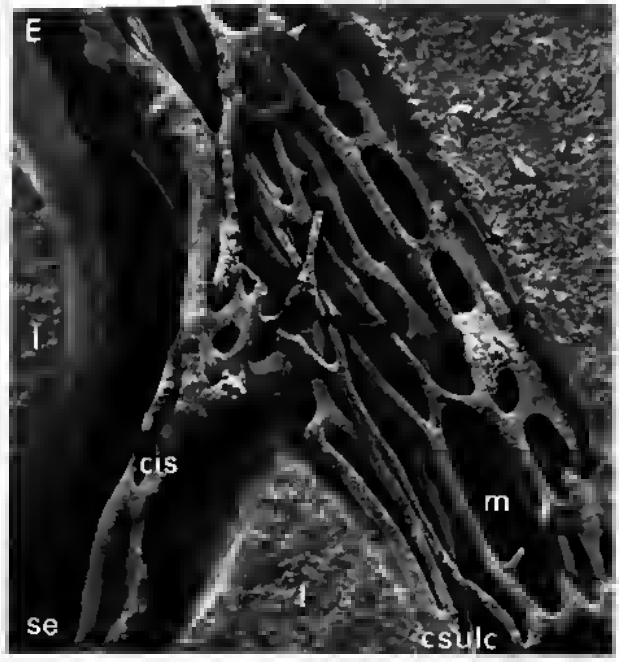
PLANCHE 5. — Géométrie des canaux d'*Operculina ammonoides* récente provenant d'Elat, Mer Rouge. Documentation au microscope électronique à balayage. A-D : Fragments de la coquille. — A) Vue externe du cordon marginal (m) et fracture axiale montrant la face proximale d'un septum (se) avec l'embouchure d'un stolon (s). × 350. — B) Fractures dans le plan équatorial et axial du test montrant le réticule des canaux marginaux (m). La flèche localise la connexion entre la cavité de la loge et le canal spiral courant sous la plaque ombilicale (up). × 350. — C) Surface d'une fracture axiale à travers le cordon marginal avec le sulcus (sulc) et son canal. Remarquer la longueur exceptionnelle des cristaux jumelés formant les chevrons dans l'ultrastructure de la partie minéralisée du cordon marginal. La limite de lamelle externe (lee) dégagée par la fracture montre bien la relation entre le plissement de cette surface et les canaux marginaux installés au creux des plis. × 700. — D) Le plan de la fracture tangentielle est parallèle au plan axial du test. Vue dans le toit marginal interne de la loge où le sulcus (sulc) forme un bourrelet imperforé. L'ouverture désignée par la flèche mène de la cavité de la loge dans le canal du sulcus. × 350.

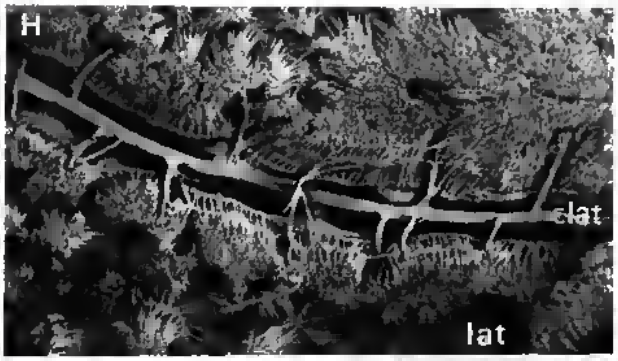
Source : MNHN, Paris

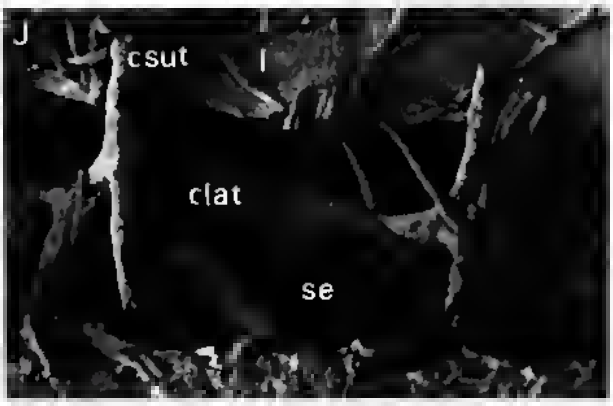
PLANCHE 6. — Géométrie des canaux d'*Operculina ammonoides* provenant d'Elat, Mer Rouge. Documentation au microscope électronique à balayage. — E-L : Répliques des cavités du test en Araldite. Le test minéralisé y est enlevé par dissolution à l'acide chlorhydrique. — E) Section équatoriale. Les canaux du cordon marginal (m) communiquent avec les canaux du système interseptal (cis) par un plexus compliqué. × 500. — F) Fracture axiale du test montrant le cordon marginal (m) et la base des canaux latéraux (c lat) du système intraseptal. Dans cette préparation, le foramen principal (f) n'est pas séparé parfaitement du système des canaux. × 300. — G) Fracture tangentielle, parallèle à l'axiale montrant le sulcus en creux (sulc), la connexion de la cavité de la loge (flèche) avec les canaux marginaux et la partie distale du septum en oblique (se) avec ses canaux latéraux et suturaux. × 400. — H) Coupe tangentielle, parallèle à l'équatoriale, montrant le canal latéral du système intraseptal (c lat) et les canaux suturaux parallèles aux pores de la paroi latérale (lat). × 200. — J) Détail de la fig. H, montrant la dichotomie simple des canaux suturaux (csut) caractéristique du genre *Operculina*. × 1 000. — K) Fracture axiale dégageant le système des canaux intraseptaux dans le plan du septum. Remarquer la pénétration du stolon (s) à travers les mailles formées par le système des canaux intraseptaux sans qu'il y ait une communication. × 500. — L) Section subéquatoriale montrant le système ombilical avec le canal spiral (csp) et les deux branches des canaux latéraux (c lat) du système intraseptal. Les communications directes entre la cavité de la loge (l) et en particulier de sa prolongation alaire (a) et le système des canaux sont marquées par des flèches. × 500.

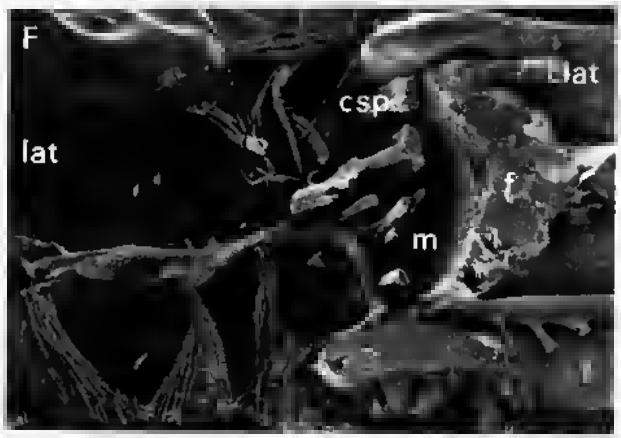
LÉGENDE : a = prolongation alaire de la loge involute ; cis = canaux intraseptaux ; c lat = canal latéral du système intraseptal ; csp = canal spiral ; c sut = canal sutural ; f = foramen ; l = loge ; lat = paroi latérale perforée ; lee = limite d'une lamelle externe ; m = cordon marginal ; o = pilier ornemental imperforé ; s = stolon ; se = septum ; sulc = sulcus ; up = plaque ombilicale.

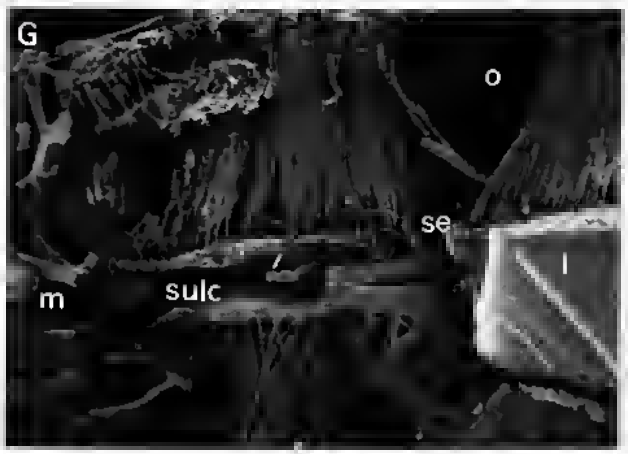
Source : MNHN, Paris

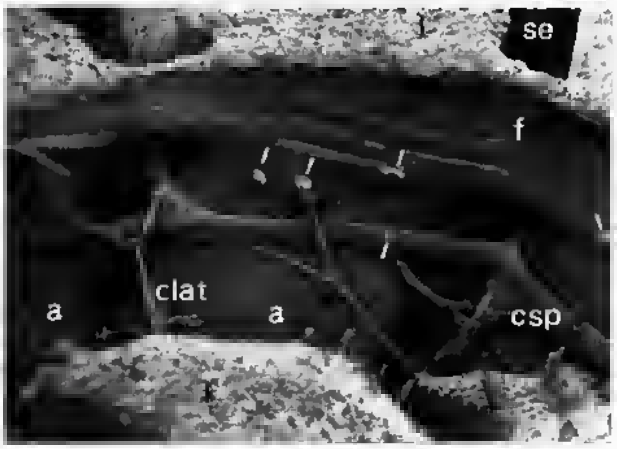










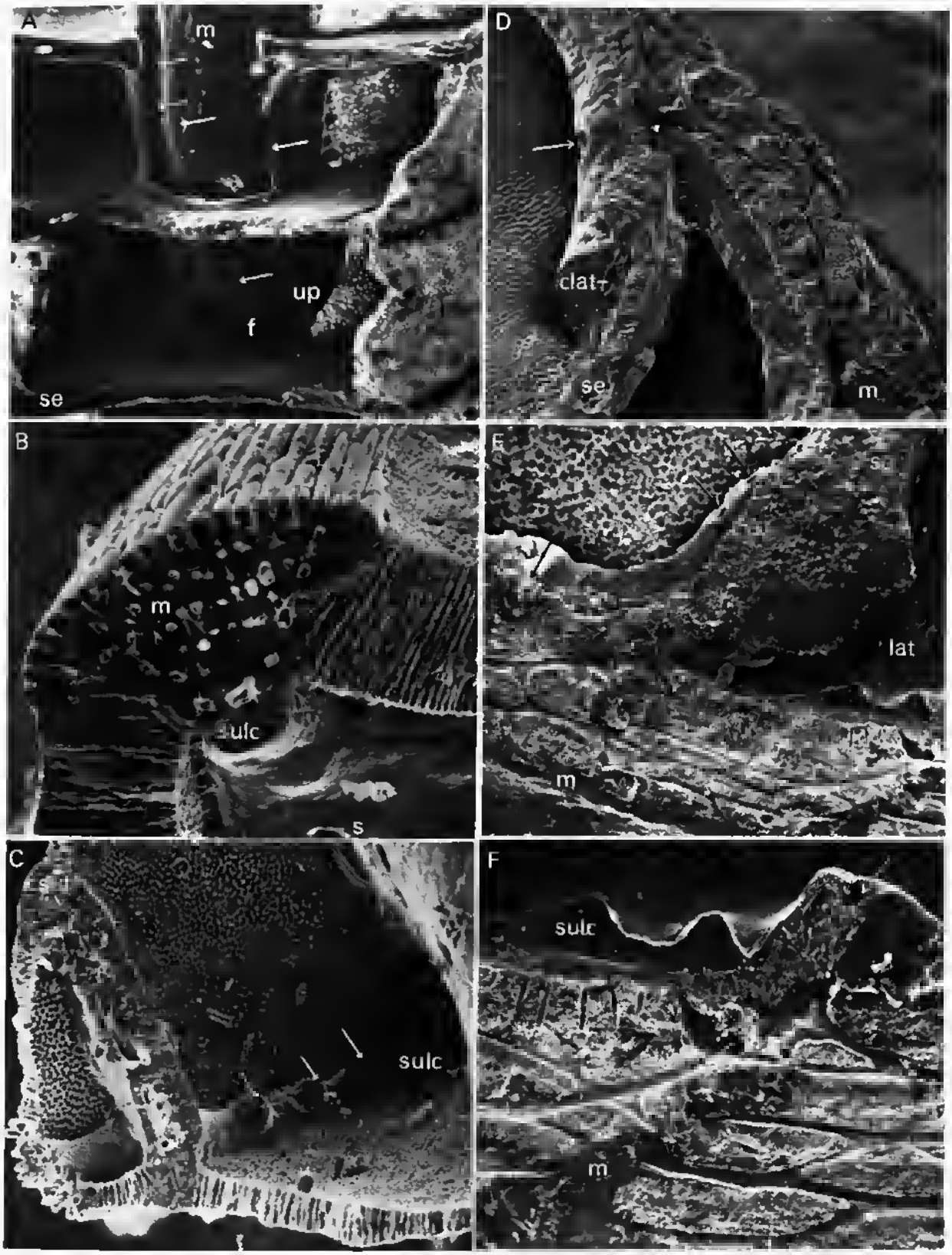


Source : MNHN, Paris

PLANCHE 7. — Communications ombilicales et marginales entre les cavités de la loge et le système des canaux. Fragments de la coquille d'*Operculina ammonoides*, récente, provenant d'Elat, Mer Rouge. Vues au microscope électronique à balayage. — A) La fracture transversale, parallèle à l'axiale met à jour le cordon marginal (m) d'un tour interne avec les ouvertures des connexions ombilicales (flèches). × 200. — B) Fracture axiale du cordon marginal d'un tour externe montrant le relief original externe, avant le dépôt de la plaque ombilicale. × 500. — C) Fracture axiale. Dans le toit de la loge, les ouvertures des connexions marginales (flèches) sur le sulcus (sulc) produisent une protubérance. Remarquer les canaux suturaux (c sut) débouchant au centre de la suture imperforée. × 350. — D) Fracture parallèle à l'équatoriale d'une forme évolute, plate montrant la pointe recourbée distale de la loge et la transition graduelle du sulcus au septum. L'ouverture dans le sulcus (flèche) mène directement dans le plexus reliant des canaux intraseptaux (c lat) avec les canaux marginaux (m). × 500 ; préparation inclinée de 60°. — E) Fracture dans le plan équatoriale dégageant une connexion directe entre la loge et le canal du sulcus (flèche à gauche). × 500 ; préparation non inclinée (0°). — F) Détail de la précédente montrant l'ouverture d'une communication (flèches) sur une protubérance du sulcus et sa sortie dans les canaux marginaux. × 1 000.

LÉGENDE : c lat = canal latéral du système intraseptal ; c sut = canal sutural ; f = foramen principal ; lat = paroi latérale perforée ; m = cordon marginal ; s = stolon ; se = septum ; sulc = sulcus ; up = plaque ombilicale.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

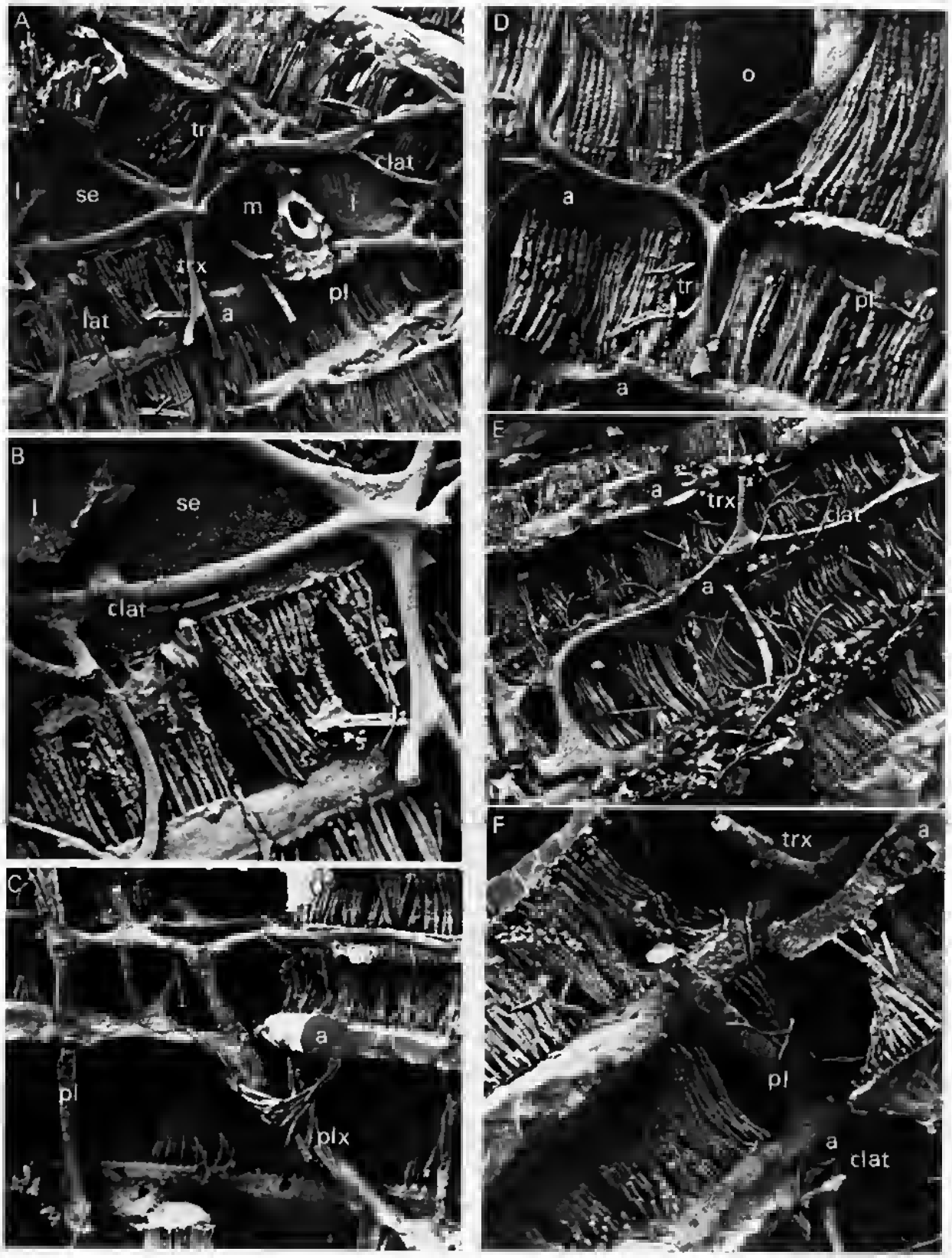


PLANCHE 8. — Communications latérales des canaux d'un tour de spire à l'autre dans une nummulite involute : *N. planulatus* provenant de Bos d'Arros (Pau, Basses-Pyrénées), Cuisien. Répliques des cavités du test à l'Araldite. Le test minéralisé est enlevé par dissolution à l'acide chlorhydrique. Fractures dans le plan axial vues au microscope électronique à balayage. Comparer texte fig. 12 D. — A) Vue générale de trois tours successifs. × 120. — B) Détail de la fig. A. × 240. — C) Passage latéral (plx) de la prolongation alaire de la loge. × 240. — D) Connexion trabéculaire (trx) entre deux prolongations alaires septales superposées. × 240. — E) Canal latéral (c lat) dans la prolongation alaire du septum et ses connexions avec le tour précédent et le tour suivant. × 120. — F) Détail du débouché d'un passage latéral (pl) à partir de la prolongation alaire de la loge. × 240.

LÉGENDE : a = prolongation alaire de la loge ou du septum ; c lat = canal latéral du système intraseptal ; l = loge ; lat = paroi latérale perforée ; m = cordon marginal ; o = pilier ornemental imperforé ; pl = passage latéral ; plx = passage latéral à la pointe de la prolongation alaire ; se = septum ; tr = trabécule ; trx = trabécule transformée en canal de communication entre des tours de spire successifs.

Source : MNHN, Paris

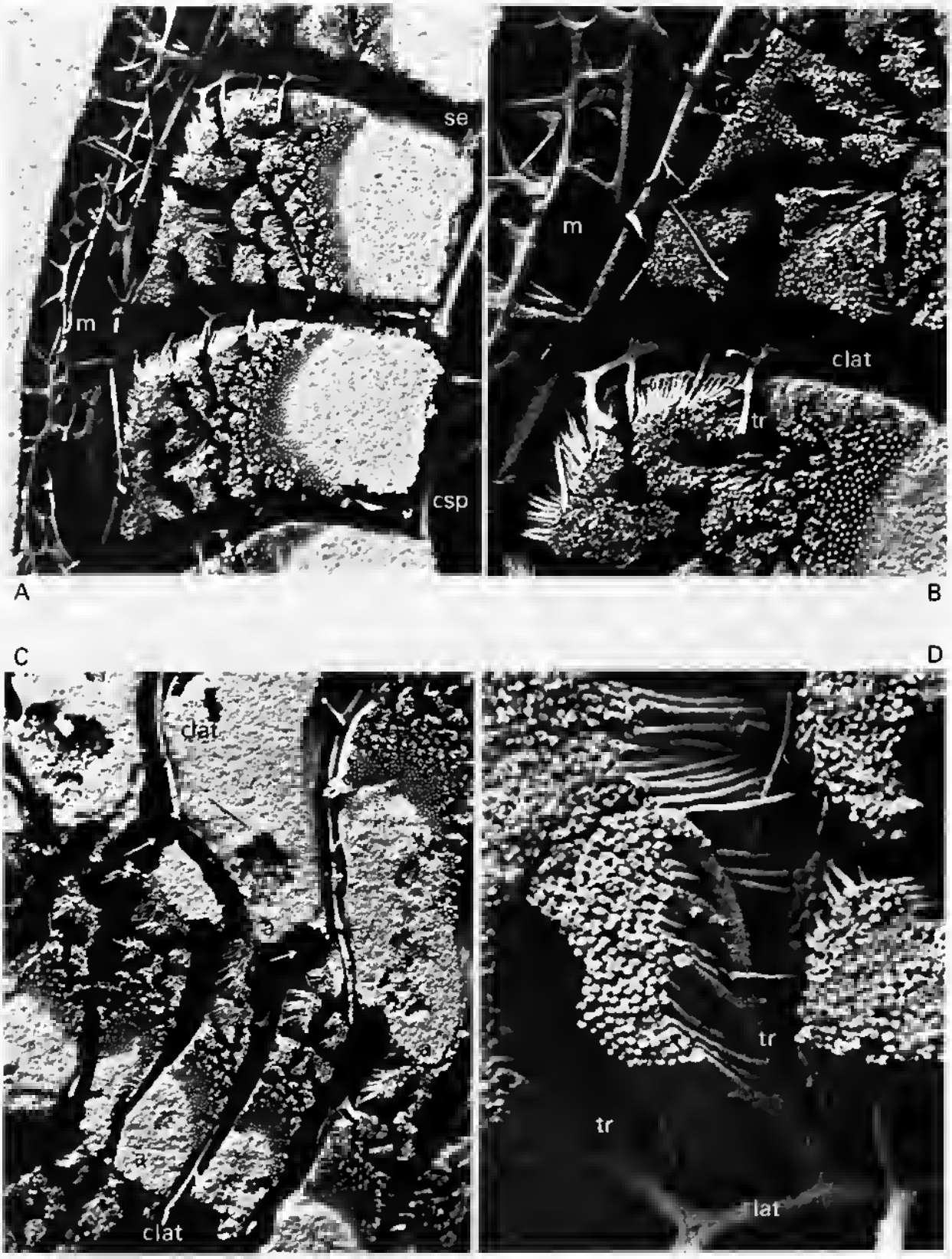


PLANCHE 9. — Canaux trabéculaires de *Nummulites planulatus* (Bos d'Arros, Pau, Basses-Pyrénées ; Cuisien). Coupes parallèles à l'équatoriale. Répliques des cavités du test à l'Araldite vues au microscope électronique à balayage. — A) Vue générale de deux loges d'un tour externe. Remarquer l'écartement des pores sur le trajet des canaux trabéculaires correspondant aux « trabécules transverses » caractéristiques du genre *Nummulites*. × 120. — B) Détail de la fig. A montrant le plexus entre le système des canaux intraseptaux (c lat) et marginaux (m). Les canaux trabéculaires ne partent que du canal latéral (c lat). × 240. — C) A l'endroit où les prolongations alaires de deux tours successifs se croisent (flèches), les canaux trabéculaires se transforment en connexions latérales reliant les canaux latéraux superposés. × 120. — D) Détail d'un canal trabéculaire (tr) à bifurcations multiples. × 600.

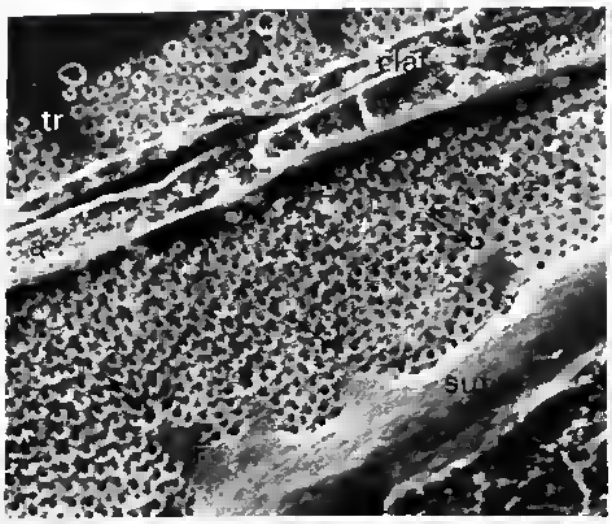
LÉGENDE : a = prolongation alaire de la loge ou du septum ; c lat = canal latéral du système intraseptal ; csp = canal spiral du système ombilical ; m = cordon marginal ; se = septum ; tr = trabécule.

Source : MNHN, Paris

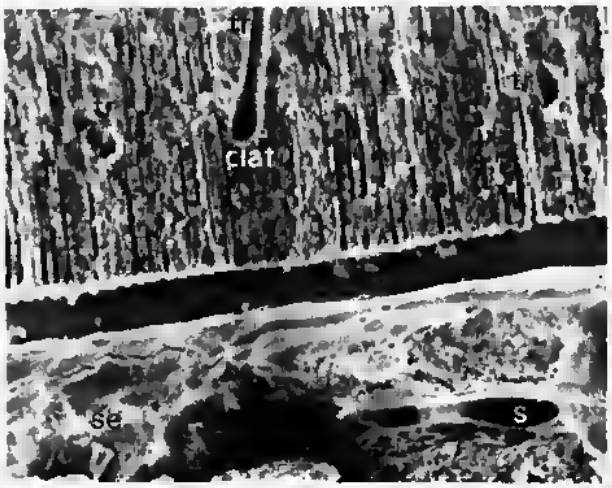
PLANCHE 10. — Aspect externe des sutures et des trabécules transverses au microscope électronique à balayage. — A) Surface dégagée d'un tour interne de *Nummulites planulatus* (Bos d'Arros, Pau, Basses-Pyrénées; Cuisien). Remarquer les ouvertures externes des canaux trabéculaires (flèches) à peine plus grandes que celles des pores. × 560. — B) Fracture axiale d'un test de *N. planulatus* (provenance comme la précédente) montrant la surface du septum (se) et des coupes obliques d'un canal latéral et des canaux trabéculaires (tr). × 520. — C) Surface externe d'un test d' « *Assilina* » *placentula* (provenance comme la précédente). Absence de trabécules et disposition en quinconce (flèches) des ouvertures des canaux suturaux, à l'intérieur de la suture imperforée. × 540. — D) Fracture tangentielle, parallèle à l'équatoriale, d'un test de *Nummulites cummingii* récente provenant de l'Indonésie. Aux endroits où la surface de fracture pénètre dans la paroi latérale, l'écartement des pores (tr) en dessous des canaux trabéculaires devient visible tandis que sur la surface latérale interne des loges (lat) la répartition des pores est uniforme. × 220. — E) Surface dégagée d'un tour interne de *Nummulites cummingii* (provenance comme la précédente). Détail montrant les trabécules transverses (tr) et leurs ouvertures (flèches). Quelques pores débouchent dans le canal latéral (c lat) du septum superposé ce qui démontre que la surface proximale du canal latéral représente une surface externe transformée. Remarquer la grande ouverture d'un canal trabéculaire transformé en connexion (trx) entre ce canal latéral et le système des canaux du tour précédent. × 1 000.

LÉGENDE : a = prolongation alaire du septum; c lat = canal latéral du système intraseptal; f = foramen; lat = paroi latérale perforée; m = cordon marginal; p = pore; s = stolon; se = septum; sut = suture; tr = trabécule transverse.

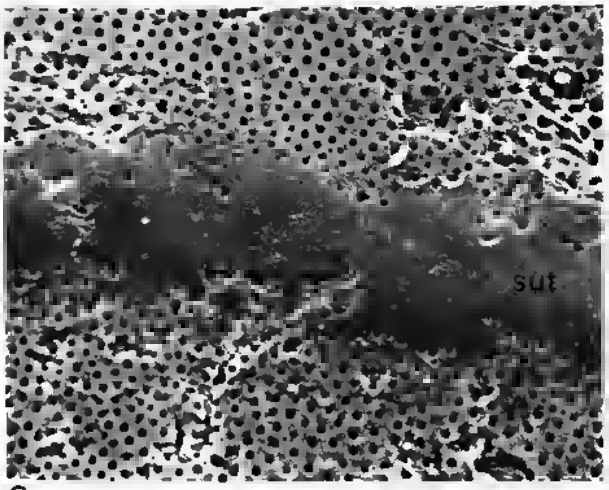
Source : MNHN, Paris



A

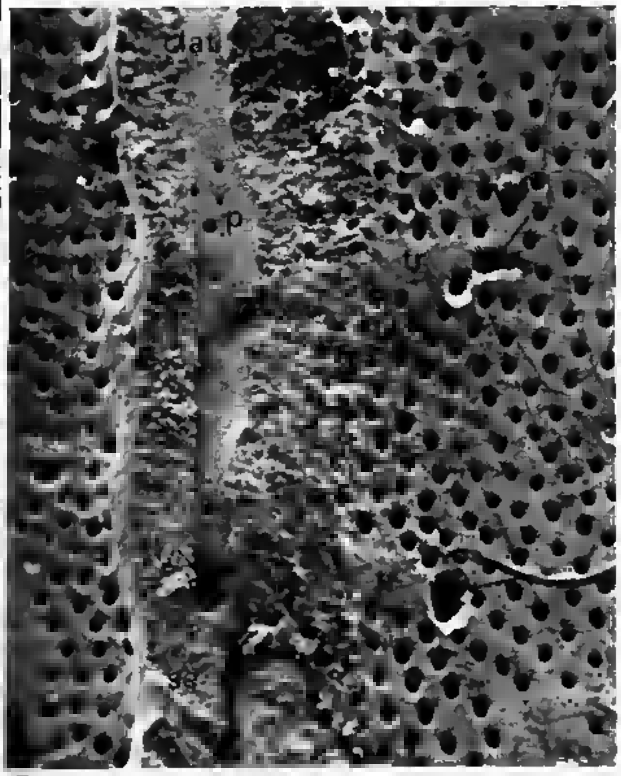


B



C

D



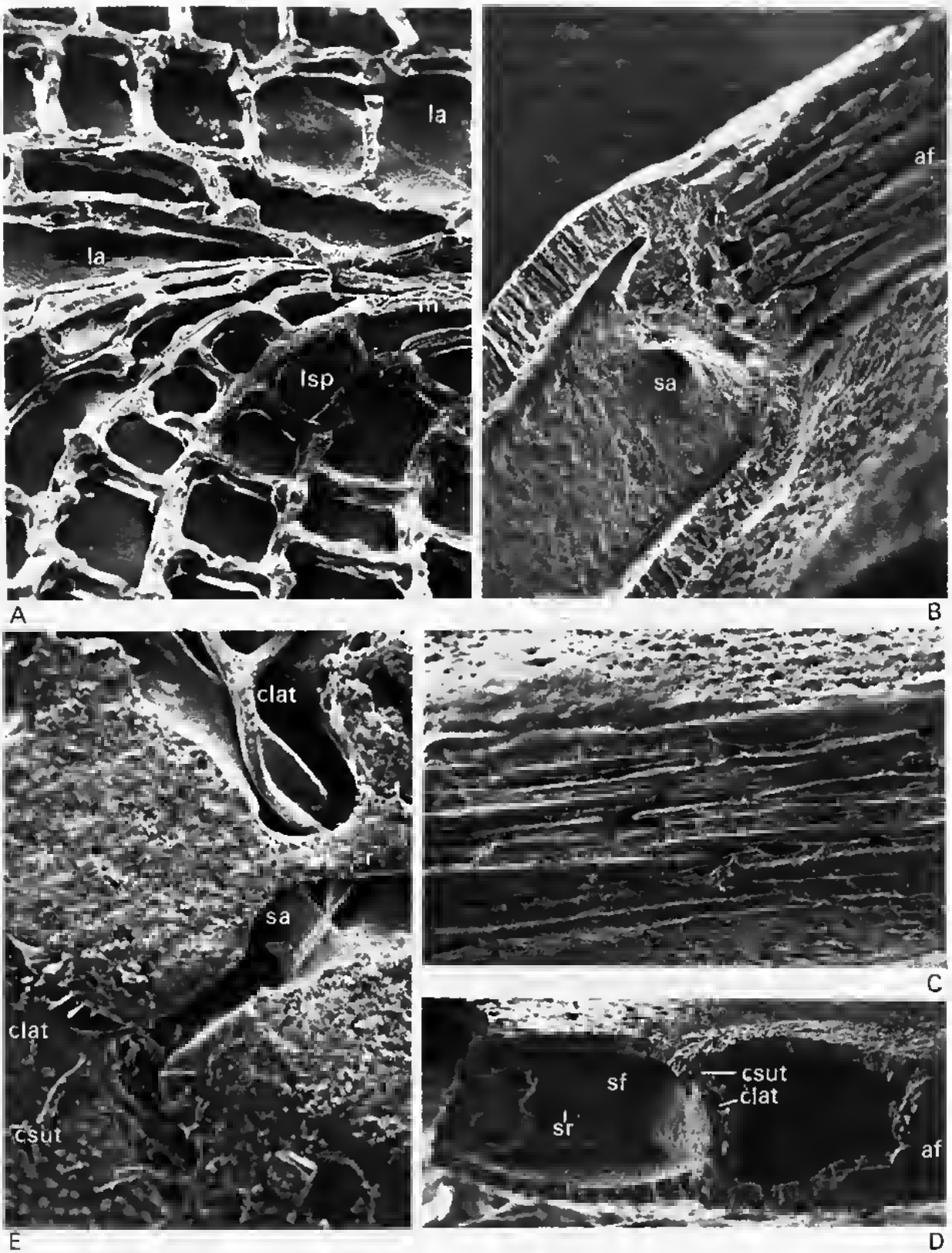
E

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 11. — Conséquences du bâti annulaire pour la disposition des canaux. *Heterocyclina tuberculata* (Golfe d'Elat, Mer Rouge; actuelle) vue au microscope électronique à balayage. — A) La fin du cordon marginal (m) à l'endroit où les loges spiralées (lsp) sont suivies des premières loges annulaires (la). Fracture équatoriale du test, inclinée de 45°. × 340. — B) La face orale (af) et sa section radiale à l'endroit où le septum secondaire touche la paroi orale de la dernière loge annulaire. Remarquer la présence du stolon annulaire (sa) dans ce stade de la croissance. × 1 000. — C) Vue frontale de la face orale. × 1 000. — D) Le fond de la dernière loge et la section d'un septum secondaire. Remarquer le « septal flap » (sf) couvrant avec un double pli la face orale plissotée de la loge précédente. La cavité créée par ce recouvrement sera transformée graduellement en tubules à section circulaire représentant les canaux latéraux primaires des loges annulaires. × 500. — E) Réplique des cavités du test en Araldite montrant la disposition des stolons et des canaux intraseptaux. × 1 000.

LÉGENDE : af = face orale; c lat = canaux latéraux des septes primaires et secondaires; c sut = canaux suturaux; la = loges annulaires; lsp = loges spiralées; sa = stolon annulaire; sf = « septal flap »; sr = stolon radiaire.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

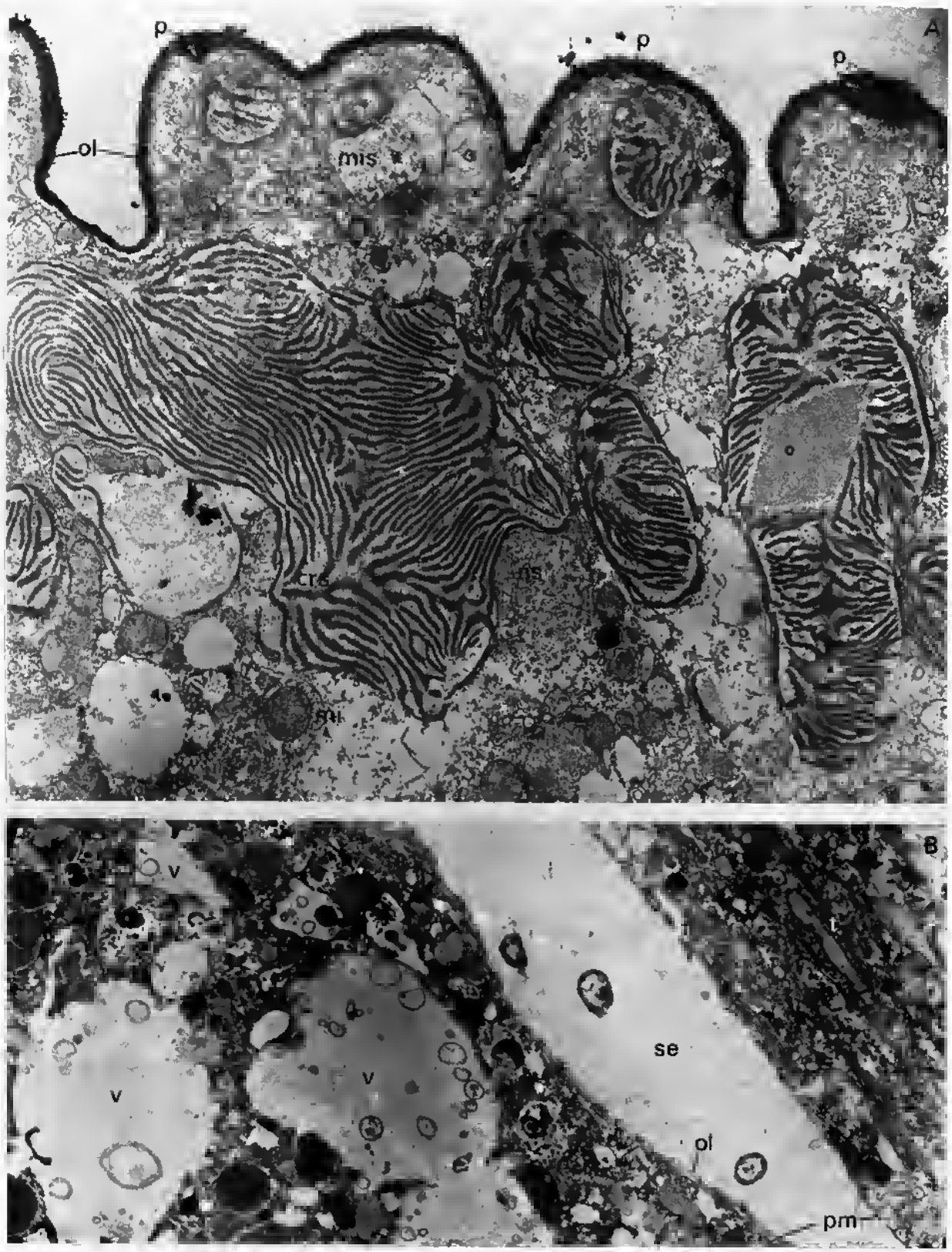


PLANCHE 12. — *Operculina ammonoides* provenant d'Elat, Mer Rouge. Sections du protoplasme vues au microscope électronique de transmission, préparées par D. Dreher. — A) Position latérale des symbiotes. Section tangentielle faiblement inclinée par rapport au plan latéral de la coquille montrant le protoplasme vacuolisé de la loge et les symbiotes sous la surface latérale de la loge. × 12 000. — B) Protoplasme vacuolisé (v) de la loge et protoplasme à microtubules (t) du canal intraseptal. À l'endroit où le test minéralisé du septum (se) fut enlevé, des bactéries se sont introduites dans la préparation. Coupe dans le plan équatorial. × 6 000.

LÉGENDE : crs = chromatophore du symbiote ; mi = mitochondrie du foraminifère ; mis = mitochondrie du symbiote ; ns = nucleus du symbiote ; ol = liséament organique ne recouvrant que le protoplasme de la loge ; p = pores et leur bouchon organique ; pm = membrane primaire du corps protoplasmique ; se = septum ; t = microtubules du protoplasme des canaux ; v = grandes vacuoles du protoplasme des loges.

Source : MNHN, Paris

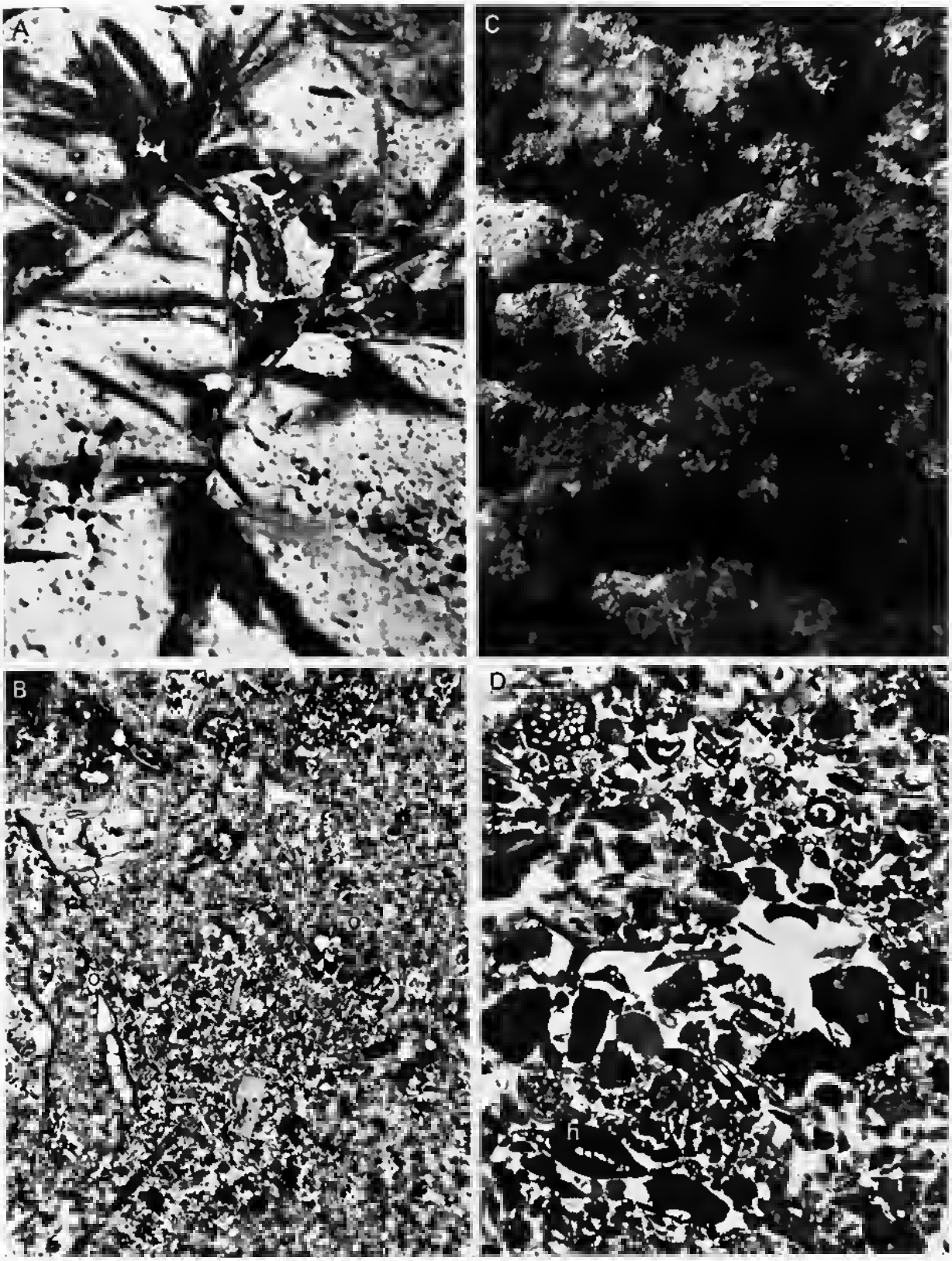


PLANCHE 13. — Faciès à *Operculina ammonoides* et à *Heterostegina depressa*. Fonds sous-marins et sédiments correspondants dans le Golfe d'Elat, Mer Rouge. Les sédiments récoltés sous forme de carotte prise à la main par le plongeur, furent durcis en remplaçant l'eau interstitielle par de l'Araldite. — A) Fond mou à *Halophila*, 45 m de profondeur. Les Operculines y vivent sur le fond, entre les plantes. Longueur moyenne des feuilles d'*Halophila* : 10 cm. Photo R. Reber. — B) Sédiment correspondant à la fig. A; plaque mince orientée, verticale par rapport à la surface du sédiment. × 10. O = *Operculina ammonoides*, sections obliques. — C) Fond dur à coraux vivants et morts : 60 m de profondeur. Les Hétérostégines y vivent sur des gros fragments morts de coraux d'un diamètre moyen de 10 cm. Photo R. Reber. — D) Le sédiment correspondant au milieu C est produit par l'action biologique des animaux destructeurs et s'accumule dans des trous sous forme de sables biogènes grossiers, non stratifiés à *Heterostegina depressa* (h). Plaque mince orientée, verticale par rapport à la surface du sédiment. × 10.

Source : MNHN, Paris

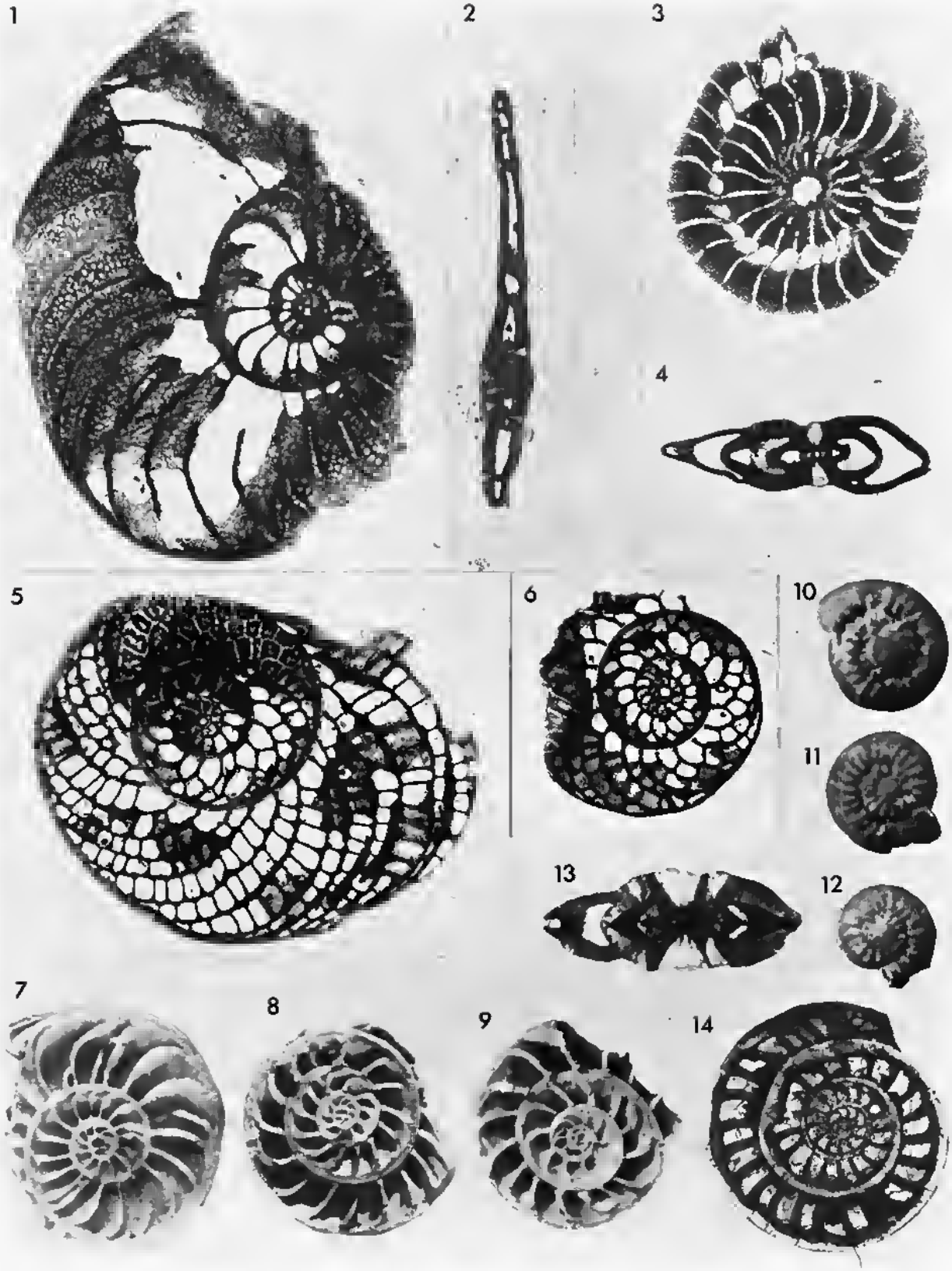


PLANCHE 14. — 1-4) *Operculina ammonoides* (Gronovius), formes plates (1, 2) et épaisses (3, 4), leur spire et leur ornementation. Formes mégalosphériques, lumière transparente. × 20. Récent. — 1) Coupe équatoriale légèrement oblique. Remarquer le grand nombre et l'épaisseur des piliers ornementaux interseptales. Elat, éch. 71016, 90 m. — 2) Coupe axiale. Provenance comme la précédente. — 3) Coupe tangentielle, parallèle à l'équatoriale. Remarquer les piliers ornementaux extrêmement fins. Nosibé, Madagascar, 20 m. — 4) Coupe axiale. Provenance comme la précédente. — 5-6) *Heterostegina depressa* d'Orb., formes A à spire lâche (5) et à spire serrée (6). × 20. Lumière transparente Elat, éch. 71037. Récent. — 7-9) *Operculina ammonoides* (Gronovius), formes A à spire serrée. Spécimens fendus au feu, lumière incidente. × 20. Elat, éch. 71013. Récent. — 10-12) *Operculina bikiniensis* Cole, formes mégalosphériques. Vue externe latérale de spécimens immergés dans l'eau. × 10. Djaing Langit, Bornéo du SE. Miocène moyen. — 13) *Operculina bikiniensis* Cole, forme mégalosphérique. Coupe axiale, lumière transparente. × 20. Provenances comme la précédente. — 14) *Operculina bikiniensis* Cole, forme mégalosphérique. Coupe équatoriale, lumière transparente, × 20. Provenance comme la précédente.

Source : MNHN, Paris

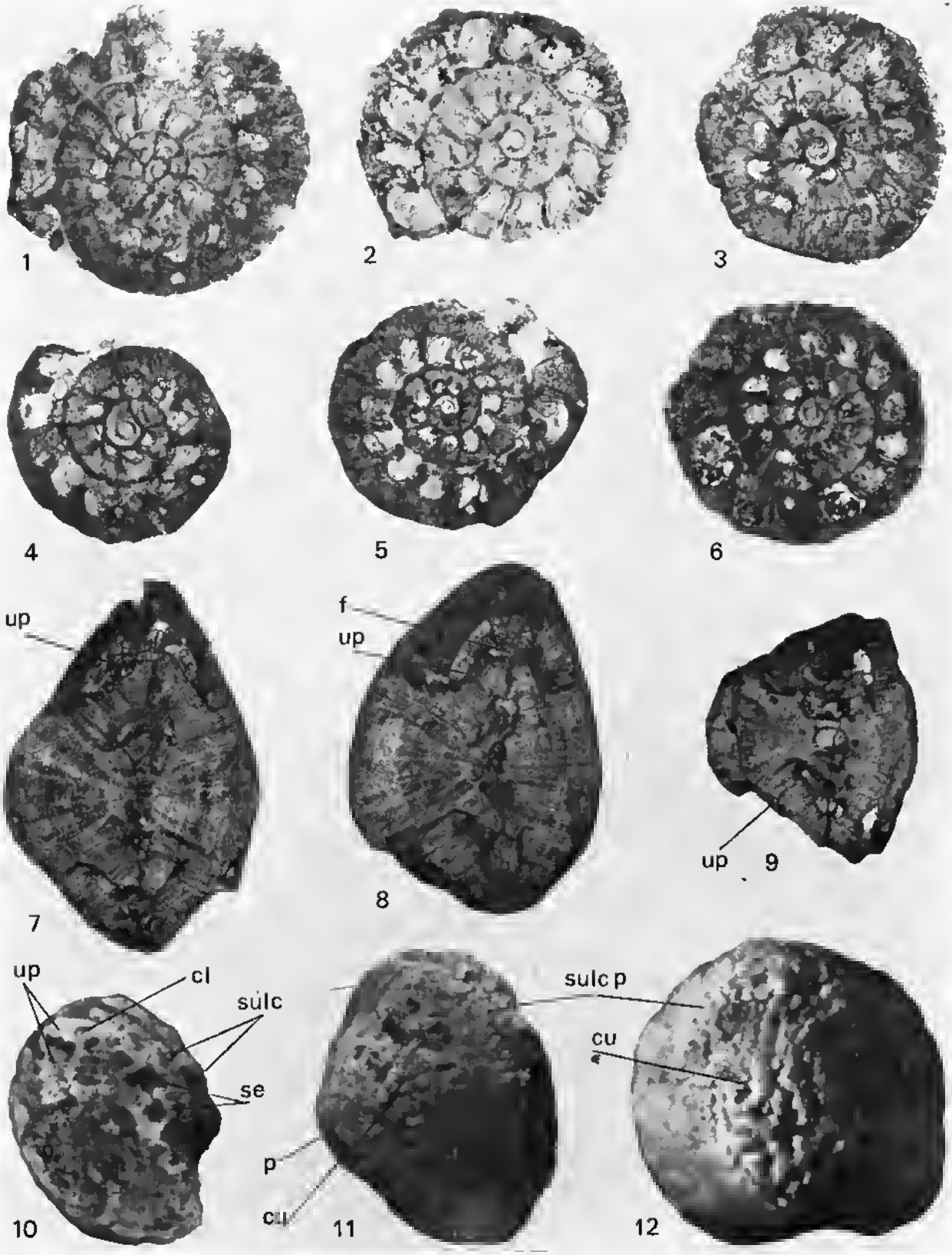


PLANCHE 15. — *Sulcoperculina kuglerı* n. sp. Microscope optique. × 50. Types. Campanien de la Jamaïque. — 1-6) Coupes équatoriales. — 7-9) Coupes axiales. — 10) Spécimen décortiqué en vue ventrale oblique montrant le sulcus de l'avant-dernier tour, la base des septes (se) et la plaque ombilicale (up) du dernier tour conservé. — 11) Spécimen complet en vue ventrale oblique montrant une partie de l'ornementation externe du sulcus (sulc p) et les ouvertures des canaux ombilicaux (cu). — 12) Spécimen complet de grande taille, lourdement ornée, en vue ventrale oblique, montrant le sulcus et le pilier central ombilical lourdement ornés. Holotype.

LÉGENDE : cl : canal latéral, à la base du septum; cu : ouverture du canal ombilical; p : pilier central ombilical; se : septum; sulc : sulcus; sulc p : piliers ornementaux remplissant le sulcus; up : plaque ombilicale. Comparer texte, fig. 15.

Source : MNHN, Paris

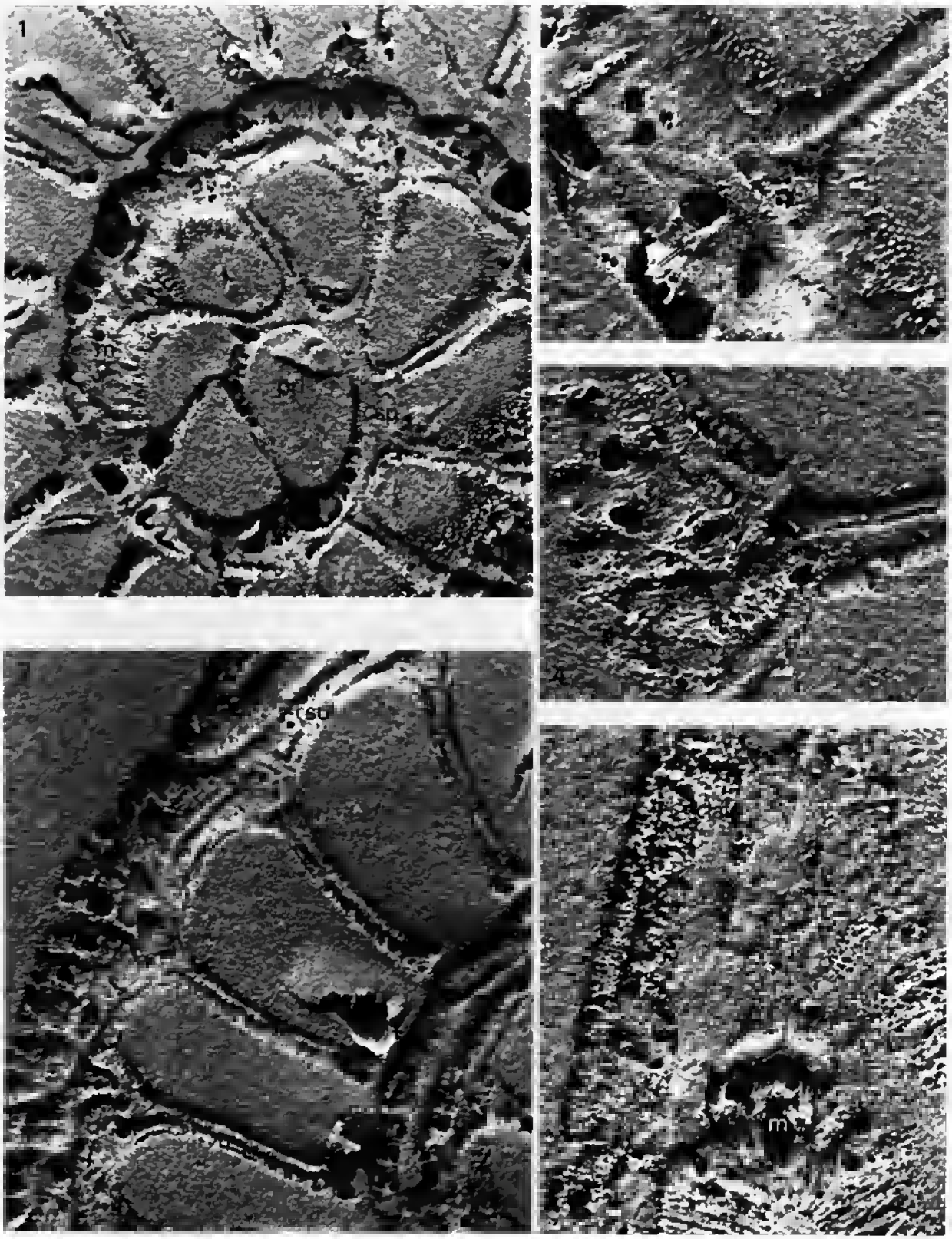


PLANCHE 16. — Le système des canaux chez *Ranikothalia sindensis* (Davies). Cavités du test remplies par de l'Araldite, vues au microscope électronique à balayage. Le matériel, altéré par la diagénèse, est devenu spongieux ce qui nous a amené à interrompre la polymérisation de l'Araldite. Celle-ci n'étant pas durcie tout à fait s'affaisse là où les structures sont extrêmement fines (pores, mailles de l'éponge) et permet de faire apparaître les structures un peu plus grossières et résistantes (canaux et loges). — Sondage XF 26 ; 55,25 m de la Cuyane française (voir aussi Drooger, 1960, matériel mis à ma disposition par A. Blondeau). — 1) Tour interne avec proloculus (prl). Coupe équatoriale. × 120. — 2) Tour externe montrant les canaux du cordon marginal. A droite, en bas (flèche) une communication entre la base de la loge et les canaux marginaux du tour précédent. Coupe équatoriale. × 120. — 3) La prolongation radiale du système interseptal (flèche ; cisr dans la fig. 9B du texte, p. 30) fait partie du plexus entre les canaux marginaux et intraseptaux. Coupe équatoriale, × 240. — 4) Communication marginale (flèche) entre la loge et le système des canaux marginaux. Coupe équatoriale. × 240. — 5) Les canaux du système intraseptal. Coupe axiale. × 240.

LÉGENDE : cis = canal intraseptal ; clat = canal latéral ; cisp = canal spiral ; csulc = canal du sulcus ; csut = canal

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 17. — *Ranikothalia*. Microscope ordinaire. × 10. Paléocène. — 1) *Ranikothalia nuttalli* (Davies). Vue latérale d'un grand specimen microsphérique immergé dans l'eau. Dans les tours externes, la spire équatoriale est partiellement dégagée par l'érosion. Formation de Ranikot, Sind (Pakistan). Spécimen récolté par W. Nuttall. Ilerdien inférieur. — 2-4) *R. sindensis* (Davies). Formes mégalosphériques, coupes équatoriales. Ruisseau de la Mède, Petites Pyrénées, Ariège, France (voir Villatte, 1962). Zone à *Alveolina primaeva*, Paléocène moyen. — 5) *R. sindensis* (Davies). Vue latérale d'un spécimen microsphérique immergé dans l'eau montrant les ouvertures suturales. Provenance comme la précédente. — 6) *R. sindensis* (Davies). Forme microsphérique, coupe équatoriale. Provenance comme la précédente. — 7, 9) *R. sindensis* (Davies). Formes mégalosphériques, coupes équatoriales non centrées. Dor M'Sid, Libye. « Operculinoides-Limestone », zone à *Alveolina primaeva*, Paléocène moyen. — 8) *R. sindensis* (Davies). Forme microsphérique un peu ondulée, coupe équatoriale. Provenance comme la précédente.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 18. — *Ranikothalia nuttalli* (Davies). Microscope ordinaire. Zone à *Alveolina cucumiformis*, Ilerdien inférieur. — 1) Vue latérale d'un spécimen microsphérique incomplet, immergé dans l'eau. × 10. Jamshoro Medical College, Hyderabad, Sind (Pakistan) ; base de la Formation de Ranikot. Matériel récolté par P. Marks. — 2-5) Vues latérales de spécimens mégalosphériques plus ou moins complets, immergés dans l'eau. × 10. Provenance comme la précédente. — 6) Spécimen mégalosphérique, coupe axiale. × 20. Provenance comme les précédentes. — 8) Forme mégalosphérique, coupe équatoriale. × 10. Provenance comme la précédente. — 9, 10) Formes microsphériques incomplètes, tours internes. Coupes équatoriales. × 10. Taba, Salt Range occidentale, Pakistan. Formation de Ranikot, calcaire de Khairabad. Matériel (figuré de 9 à 17) récolté par W. D. Gill. — 11, 12) Formes mégalosphériques, coupes équatoriales × 10. Provenance comme les précédentes. — 7, 13, 14) Formes mégalosphériques, coupes équatoriales. × 10. Au S. de Dalwal, Salt Range orientale, Pakistan ; Formation de Ranikot, Calcaire de Khairabad. — 15-17) Formes mégalosphériques de grande taille, incomplètes. Coupes équatoriales (15, 16) et tangentielle (17). × 10. Remarquer les ouvertures suturales dans la coupe tangentielle (17). Chamil, Salt Range centrale ; Pakistan ; Formation de Ranikot, partie supérieure du Calcaire de Khairabad.

Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris

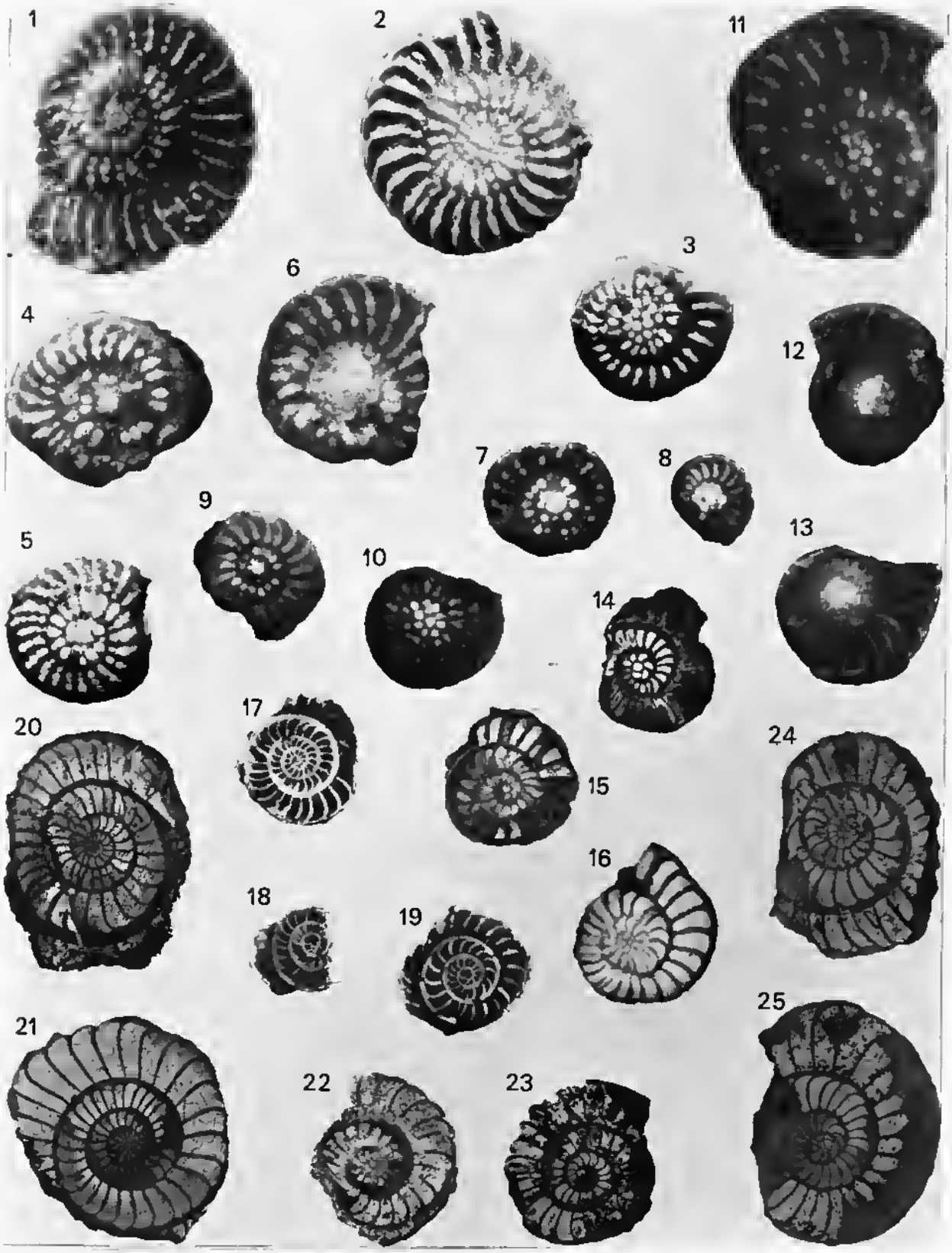


PLANCHE 19. — *Operculina ornata* n. sp. Microscope ordinaire. × 10. Zones à *Alveolina cucumiformis* et à *A. ellipsoidalis*, Ilerdien inférieur. — 1, 2) Vue latérale de spécimens microsphériques immergés dans l'eau. Tremp, Catalogne. Coupe de Puig Masana, couche 6 (voir Hottinger, 1960, p. 186, fig. 100). — 3-5) Vue latérale de spécimens mégalosphériques immergés dans l'eau. Provenance comme les précédents. — 6-10) Vue latérale de spécimens mégalosphériques immergés dans l'eau. Tremp, Catalogne. Coupe de Tremp, km 20, couche 3 (voir Luterbacher, 1973, p. 132, fig. 10). — 11-13) Vue latérale de spécimens microsphérique (11) et mégalosphériques (12, 13) immergés dans l'eau. Variantes extrêmes lisses et plates. Provenance comme les précédents. — 14-16) Spécimens mégalosphériques, coupes équatoriales. Montberaud, Petites Pyrénées, Ariège, France. — 17-19) Spécimens microsphériques (17) et mégalosphériques (18, 19) fendus au feu et calcinés, immergés dans l'eau. Tremp, Catalogne. Coupe de Sant Adrià, éch. 771, partie inférieure de la Formation d'Ager (voir Ferrer et al. 1973, tabl. 1). — 20, 21) Spécimens microsphériques, coupes équatoriales. Provenance comme (1-10), coupe de Tremp, éch. 554 (voir Ferrer et al. 1973, tabl. 1). — 22-25) Spécimens mégalosphériques, coupes équatoriales. Provenance comme (6-10), coupe de Tremp, éch. 554 (23) et 681 (22, 24, 25).

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 20. — *Operculina subgranulosa* d'Orbigny. Microscope ordinaire. × 10. Ilerdien moyen. — 1) Forme microsphérique, coupe équatoriale non centrée. Au Sud de Dalwal, Salt Range orientale, Pakistan ; Formation de Ranikot. — 2) Forme mégalosphérique, coupe équatoriale. Provenance comme la précédente. — 3, 4) Formes mégalosphériques, coupes équatoriales. Alet près Couiza, Aude, Pyrénées septentrionales, France. — 5) Forme mégalosphérique, vue latérale. Couiza. Collection d'Orbigny, Muséum Paris. — 6) Forme microsphérique, vue latérale. Lectotype. Couiza. Collection d'Orbigny, Muséum Paris. — 7) Forme mégalosphérique immergée dans l'eau, vue latérale. Alet près Couiza. — 8) Forme microsphérique immergée dans l'eau, vue latérale. Provenance comme la précédente. — 9) Forme microsphérique immergée dans l'eau, vue latérale. Couiza. Collection Leymerie ; Musée d'Histoire naturelle de Toulouse.

Source : MNHN, Paris

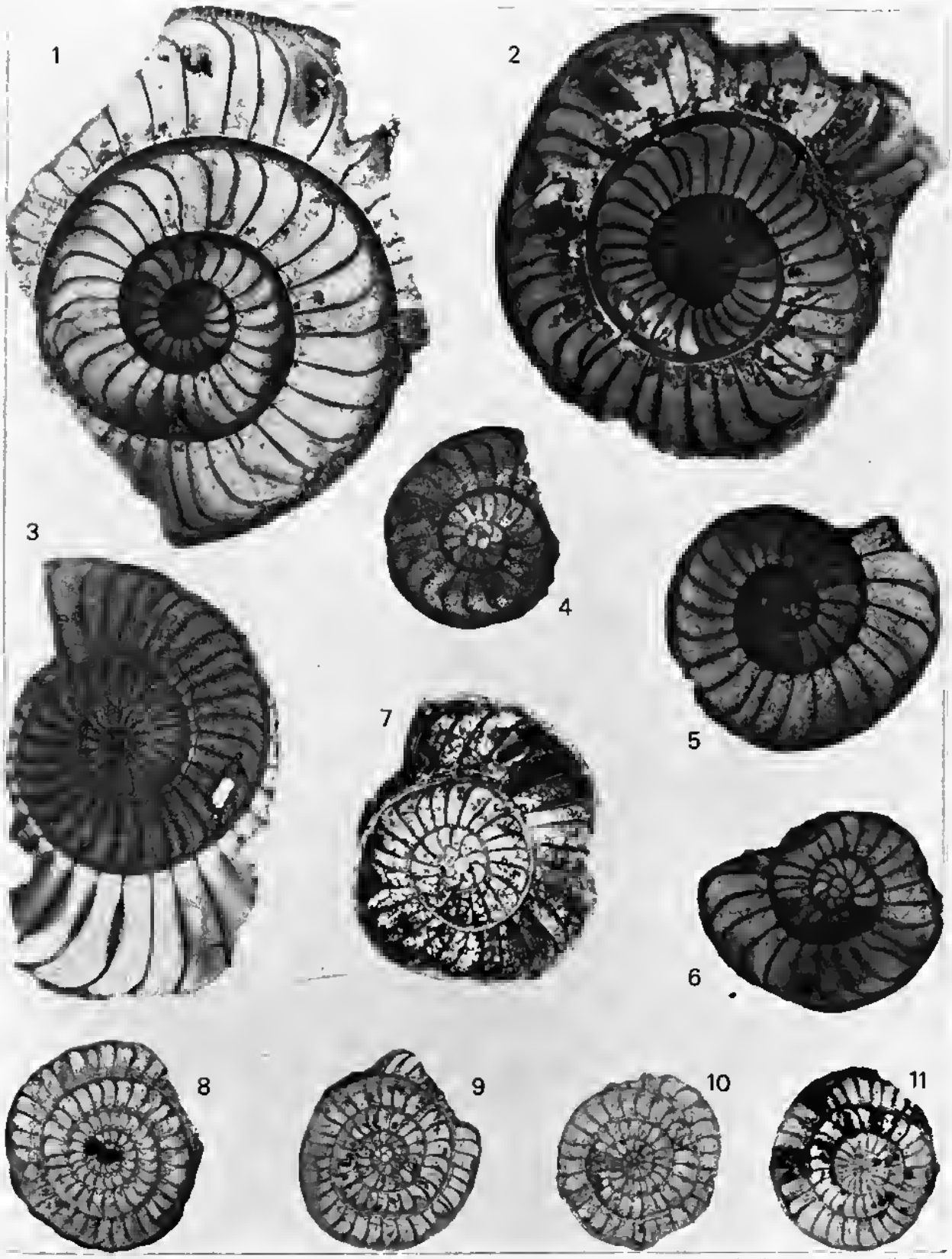


PLANCHE 21. — 1-7) *Operculina douvillei* Doncieux. Microscope ordinaire. Coupes équatoriales. × 10. Ilerdien moyen. — 1-3) Formes microsphériques, coupes non centrées. Région de Tremp, Catalogne. Coupe de St. Estevé de la Sarga (sommet de la coupe, éch. 980); partie supérieure de la Formation d'Ager (voir Ferrer et al. 1973, tabl. 1). — 4-6) Formes mégalosphériques. Provenance comme la précédente. — 7) Forme mégalosphérique. Coupe de Tremp (Catalogne), niveau 5, zone à *Alveolina corbarica* (voir Luterbacher, 1973, p. 132, fig. 10). — 8-11) *Operculina jiwani* Davies. Coupes équatoriales. × 10. Au S. de Dalwal, Salt Range orientale, 50 m au-dessus de la base de la Formation de Ranikot, Calcaire de Khairabad. Ilerdien inférieur. — 8) Forme microsphérique. — 9, 10) Formes mégalosphériques. — 11) Forme mégalosphérique non centrée montrant l'ornementation granulée des tours internes coupés tangentiellement.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 22. — *Operculina douvillei* Doncieux. Microscope ordinaire ; spécimens entiers immergés dans l'eau, vues latérales. × 10. Ilerdien moyen. — 1) Forme microsphérique. Région de Tremp, Catalogne. Formation d'Ager. Coupe en face d'Estorm, niveau 7 (voir Hottinger, 1960, p. 190), Zone d'*Alveolina corbarica*. — 2, 3) Formes mégalosphériques. Provenance comme la précédente. — 4, 5) Formes mégalosphériques. Alet près Couiza, Pyrénées septentrionales, France. — 6) Forme microsphérique épaisse. Région de Tremp, Catalogne. Formation d'Ager. Coupe de Mur, niveau 3 (voir Hottinger, 1960, p. 186). Zone d'*Alveolina corbarica*.

Source : MNHN, Paris

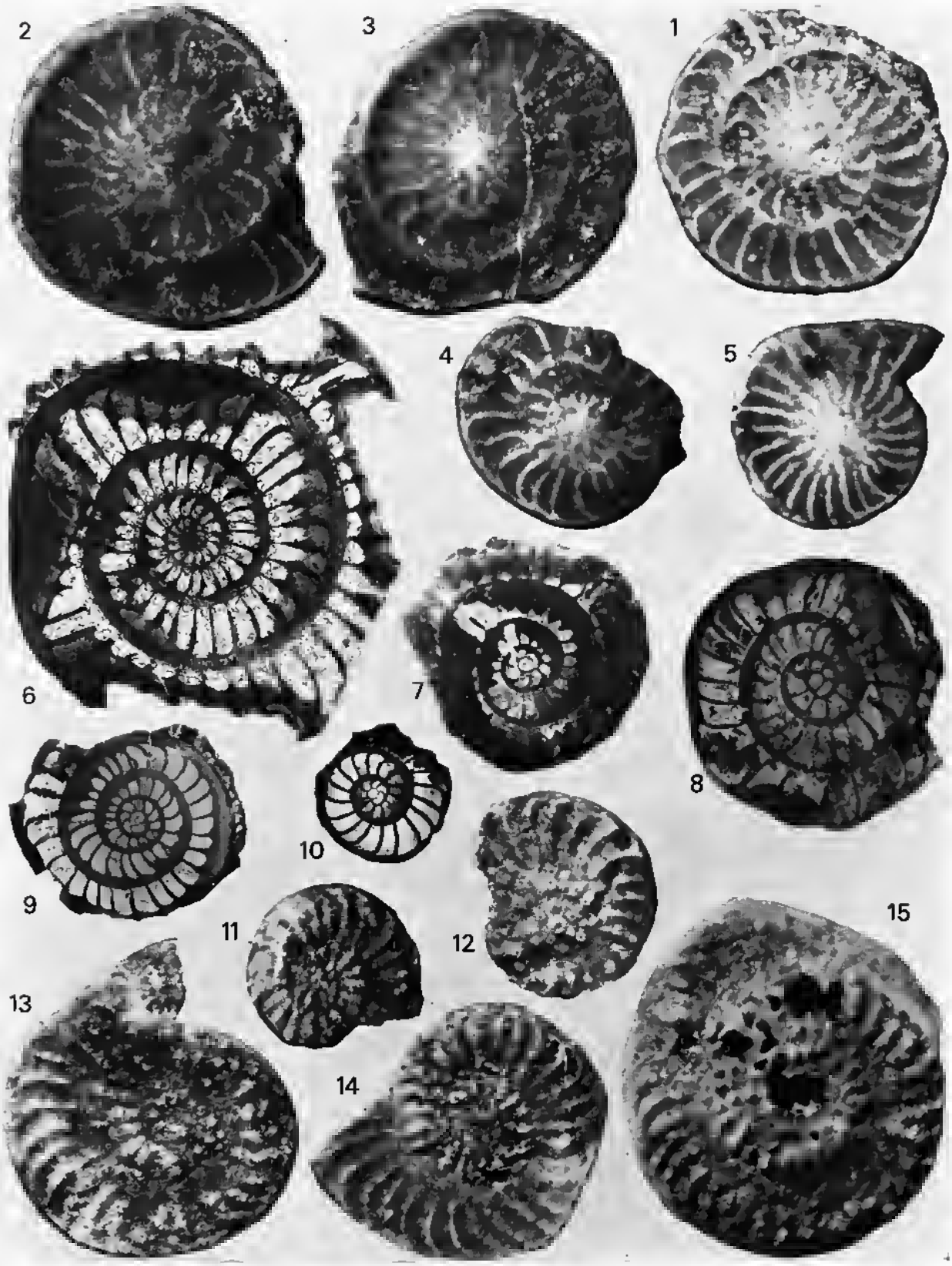


PLANCHE 23. — 1-10) *Operculina azilensis* (Tambareau). Microscope ordinaire × 10. Zone d'*Alveolina levis*, Paléocène moyen. — 1) Vue latérale d'une forme mégalosphérique de grande taille, immergée dans l'eau. Cérisols, Petites Pyrénées, Ariège, France. — 2, 3) Vues latérales de formes microsphériques (?) de petite taille, immergées dans l'eau. Topotypes : Le Mas d'Azil, Petites Pyrénées, Ariège, France. — 4, 5) Vues latérales de formes mégalosphériques de petite taille, immergées dans l'eau. Topotypes. — 6) Forme microsphérique, coupe équatoriale. Topotype. — 7, 8) Formes mégalosphériques, coupes équatoriales. Topotypes. — 9, 10) Formes mégalosphériques plus ou moins complètes, coupes équatoriales. Aren, à l'Ouest de Tremp, Catalogne. Coupe d'Areny, éch. 830 ; base de la Formation d'Ager (voir Luterbacher, 1973, p. 116, fig. 1). — 11-15) *Operculina subgranulosa* d'Orbigny. Formes provenant de l'Égypte, mégalosphériques. Vues latérales au microscope ordinaire. × 10. Ilerdien moyen. — 11-14) Oasis de Baharia, Égypte septentrionale. Gebel Ghorabi ; marnes au-dessous des couches ferrugineuses, à la base du calcaire de Plateau (voir Said, 1962, p. 82, fig. 13). — 15) Oasis de Farafrah, Égypte occidentale. El Guss Abu Said ; Calcaire de Farafrah (voir Said, 1962, p. 80).

Source : MNHN, Paris

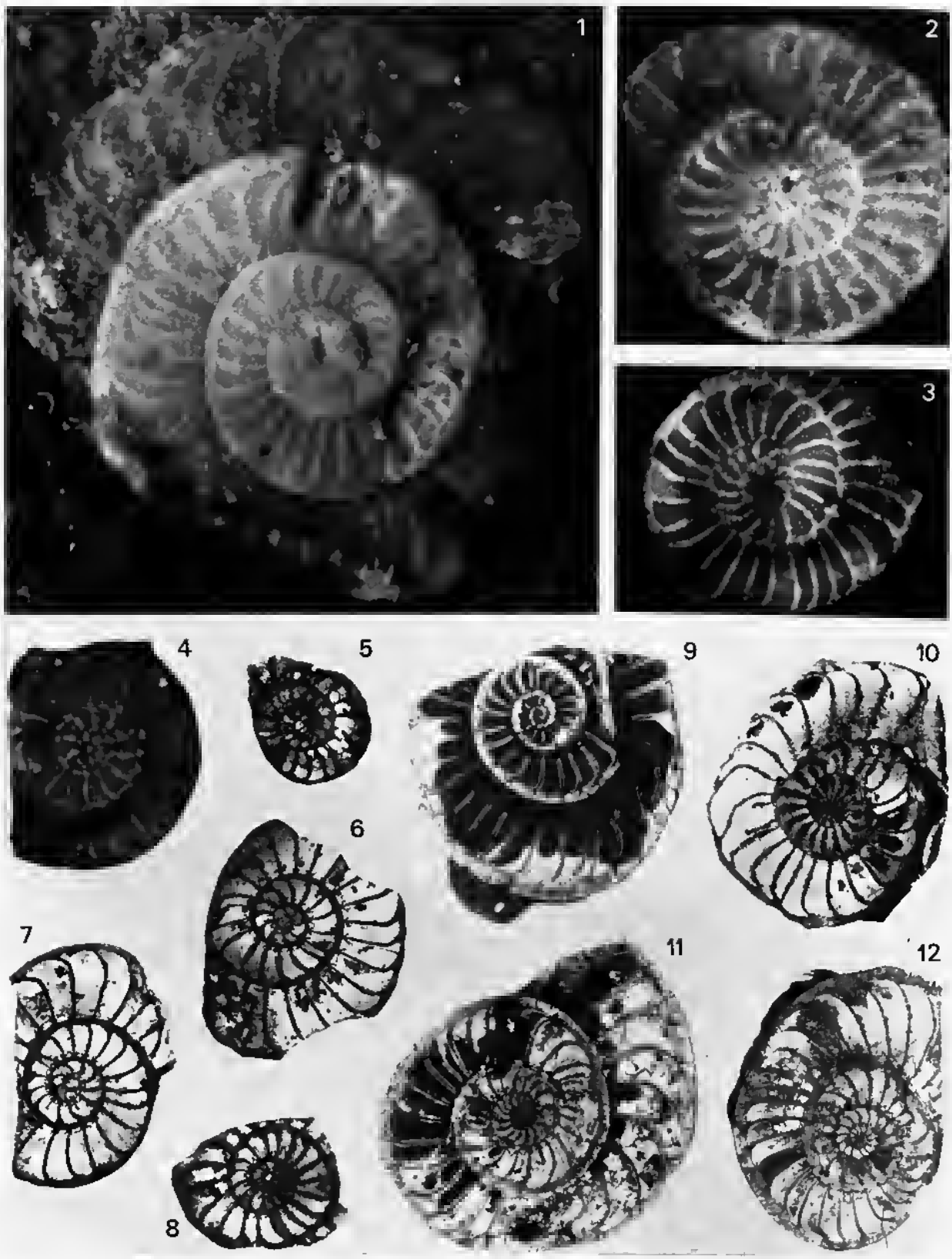


PLANCHE 24. — *Operculina ammonea tectosaga* n. ssp. Microscope ordinaire. × 10. Ilerdien inférieur. — 1) Spécimen microsphérique complet, fendu, à la surface de la roche dure, immergé dans l'eau. Les premiers tours juvéniles sont endommagés. Orignac, Hautes-Pyrénées, France. Arrêt Darré, près du pont de la route D 120 (voir Kapellos et Schaub, 1975, p. 158). — 2-4) Vues latérales de spécimens mégalosphériques dégagés, immergés dans l'eau. Remarquer les piliers interseptaux. Provenance comme la précédente. — 5-8) Formes mégalosphériques plus ou moins complètes, coupes équatoriales. Mt. Cayla, Aude, France. Localité type : Vallon du Protlong, loc. 9 ; « couches à Assilines » (voir Hottinger, 1958, pl. 1). — 9-12) Formes microsphériques, coupes équatoriales plus ou moins bien centrées. 12 : Holotype. Provenance comme les précédentes.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 25. — *Operculina ammonea* Leymerie. Vue latérale au microscope ordinaire, objets immergés dans l'eau. × 10. Ilerdien moyen. — 1) Forme microsphérique. Lectotype. « Bize » (Mt. Cayla, Aude, France), collection Leymerie, Musée d'Histoire naturelle Toulouse. — 2-4) Formes mégalosphériques. Coustouge, Corbières, France. Coupe de Coustouge, niv. 2 (voir Hottinger, 1960, p. 199, fig. 104) ; zone d'*Alveolina corbarica*. — 5) Forme mégalosphérique épaisse. Topotype : Mt. Cayla, Aude, France. Loc. 8 in Hottinger, 1958, pl. 1 ; zone d'*Alveolina corbarica*. — 6) Forme microsphérique usée par l'érosion naturelle. Topotype. — 7) Forme microsphérique. Région de Tremp, Catalogne. Coupe d'Alsina, éch. 1005 ; Formation d'Ager ; zone d'*Alveolina corbarica* (voir Ferrer et al. 1973, tabl. 1).

Source : MNHN, Paris

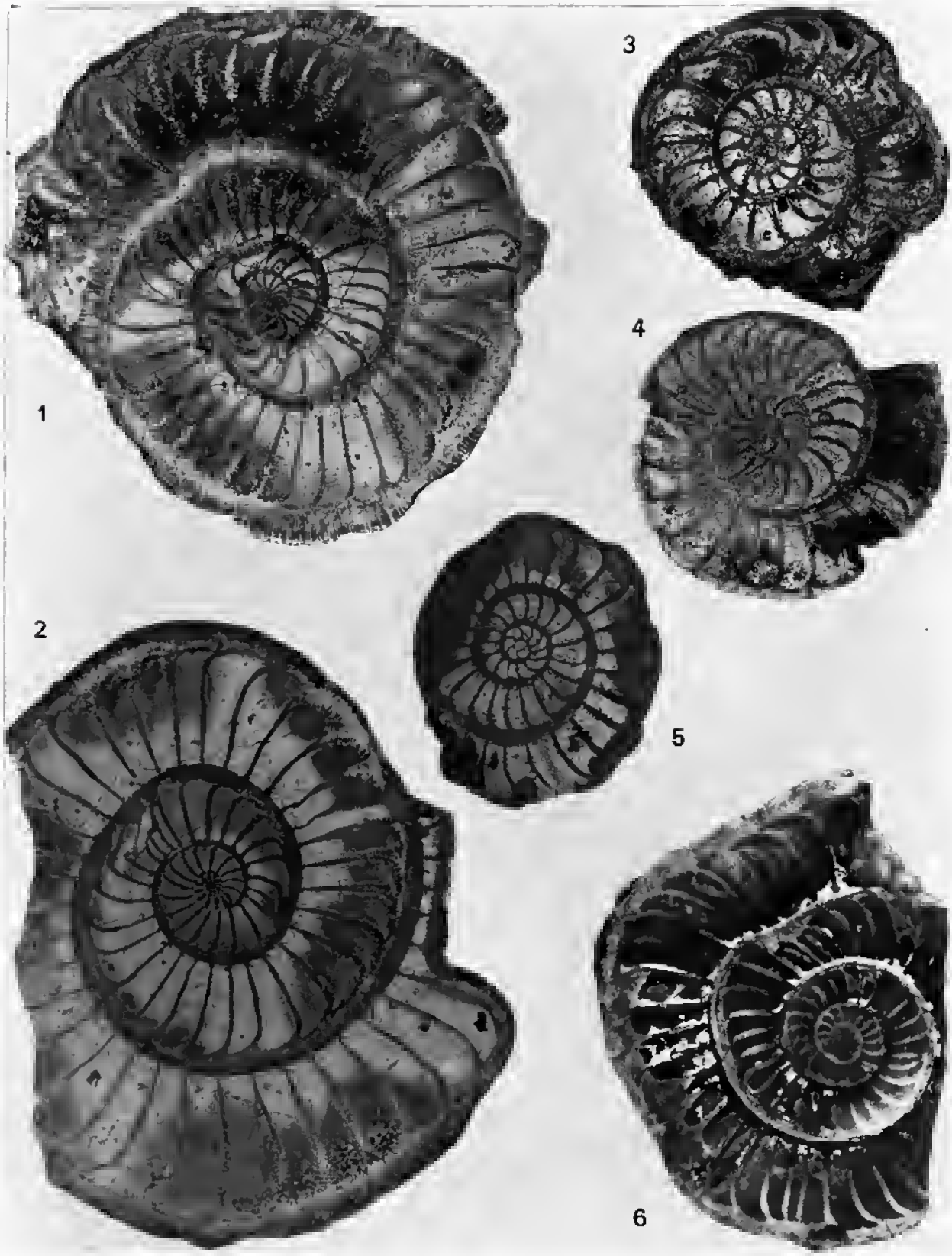


PLANCHE 26. — *Operculina ammonea* Leymerie. Microscope ordinaire, coupes équatoriales. × 10. Ilerdien moyen. — 1) Forme microsphérique épaisse, à spire relativement serrée. Topotype : Mt. Cayla, Aude, France; loc. 8 in Hottinger, 1958, pl. 1; zone d'*Alveolina corbarica*. — 2) Forme microsphérique mince, à spire relativement lâche. Topotype. — 3, 4) Formes mégalosphériques. La coupe (4) n'est pas centrée et montre les piliers interseptaux dans les parties du test coupées tangentiellement. Topotypes. — 5) Forme mégalosphérique. Coustouge (Métairie Hildevert), Corbières, France. — 6) Exemplaire usé jusqu'au plan équatorial, immergé dans l'eau. Tremp. Catalogne. Coupe de Tremp, niveau 5 (voir Luterbacher, 1973, p. 132, fig. 10); zone à *Alveolina corbarica*.

Source : MNHN, Paris

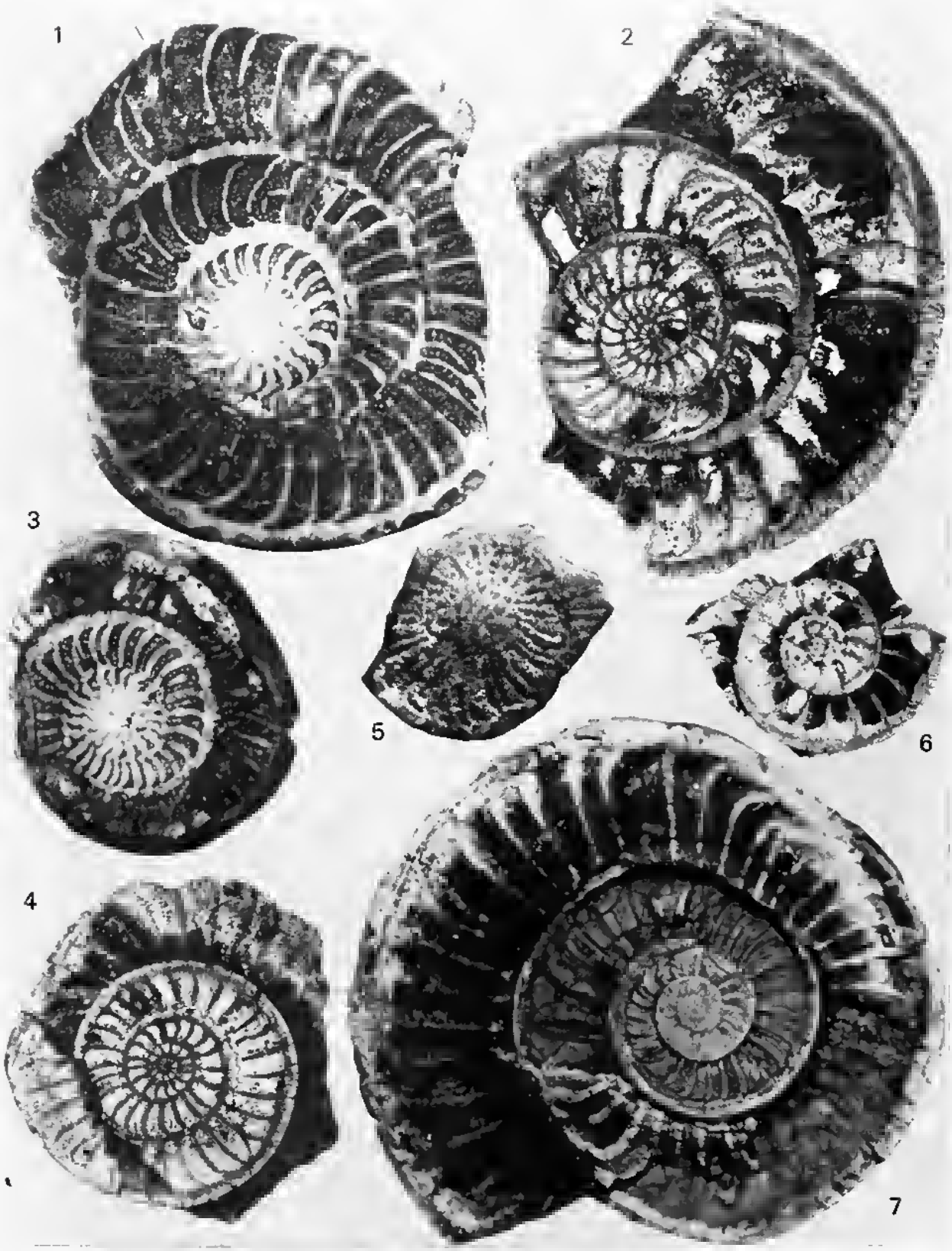


PLANCHE 27. — *Operculina marunelli* Dainelli. Microscope ordinaire. × 10. Cuisien inférieur et moyen. — 1) Spécimen microsphérique immergé dans l'eau, vue latérale. Topotype : Buttrio (Casa Ottelin), Frioul, Italie septentrionale (voir Hottinger, 1960, p. 217). — 2) Spécimen microsphérique, coupe équatoriale. Topotype. — 3) Spécimen microsphérique incomplet, immergé dans l'eau, vue latérale. Topotype. — 4) Spécimen microsphérique incomplet, coupe équatoriale, Topotype. — 5, 6) Spécimens mégalosphériques incomplets, vue latérale et coupe équatoriale. Topotypes. — 7) Spécimen microsphérique calciné, fendu partiellement au feu, immergé dans l'eau. Benidorm, Alicante, Espagne méridionale.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 28. — *Operculina marinelli* Dainelli. Microscope ordinaire. × 10. Cuisien inférieur et moyen. — 1, 2) Formes microsphériques immergées dans l'eau, vues latérales. Benidorm, Alicante, Espagne méridionale. — 3, 4) Forme mégalosphérique, vue latérale et section équatoriale légèrement oblique. Topotype : Buttrio, Frioul, Italie. — 5, 6) Formes mégalosphériques immergées dans l'eau, vues latérales, Topotypes.

Source : MNHN, Paris

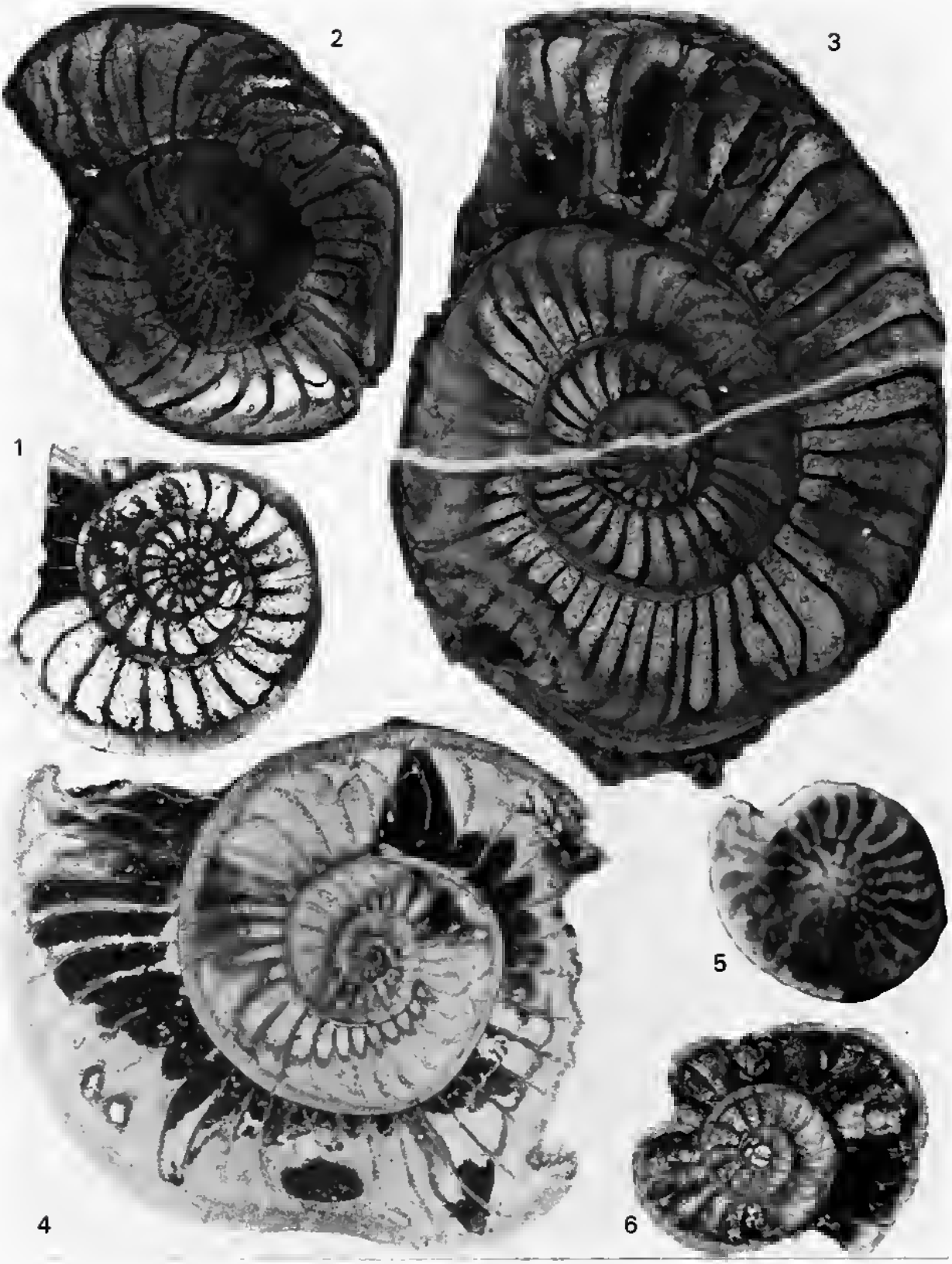


PLANCHE 29. — *Operculina marinellii* Dainelli. Microscope ordinaire. × 10. Cuisien inférieur et moyen. — 1) Forme microsphérique, tours internes, coupe équatoriale. Topotype : Buttrio, Frioul, Italie septentrionale. — 2-4) Formes microsphériques, coupes équatoriales plus ou moins bien centrées. Benidorm, Alicante, Espagne méridionale. — 5) Forme mégalosphérique immergée dans l'eau, vue latérale. Provenance comme les précédentes. — 6) Forme mégalosphérique, coupe équatoriale. Provenance comme la précédente. .

Source : MNHN, Paris

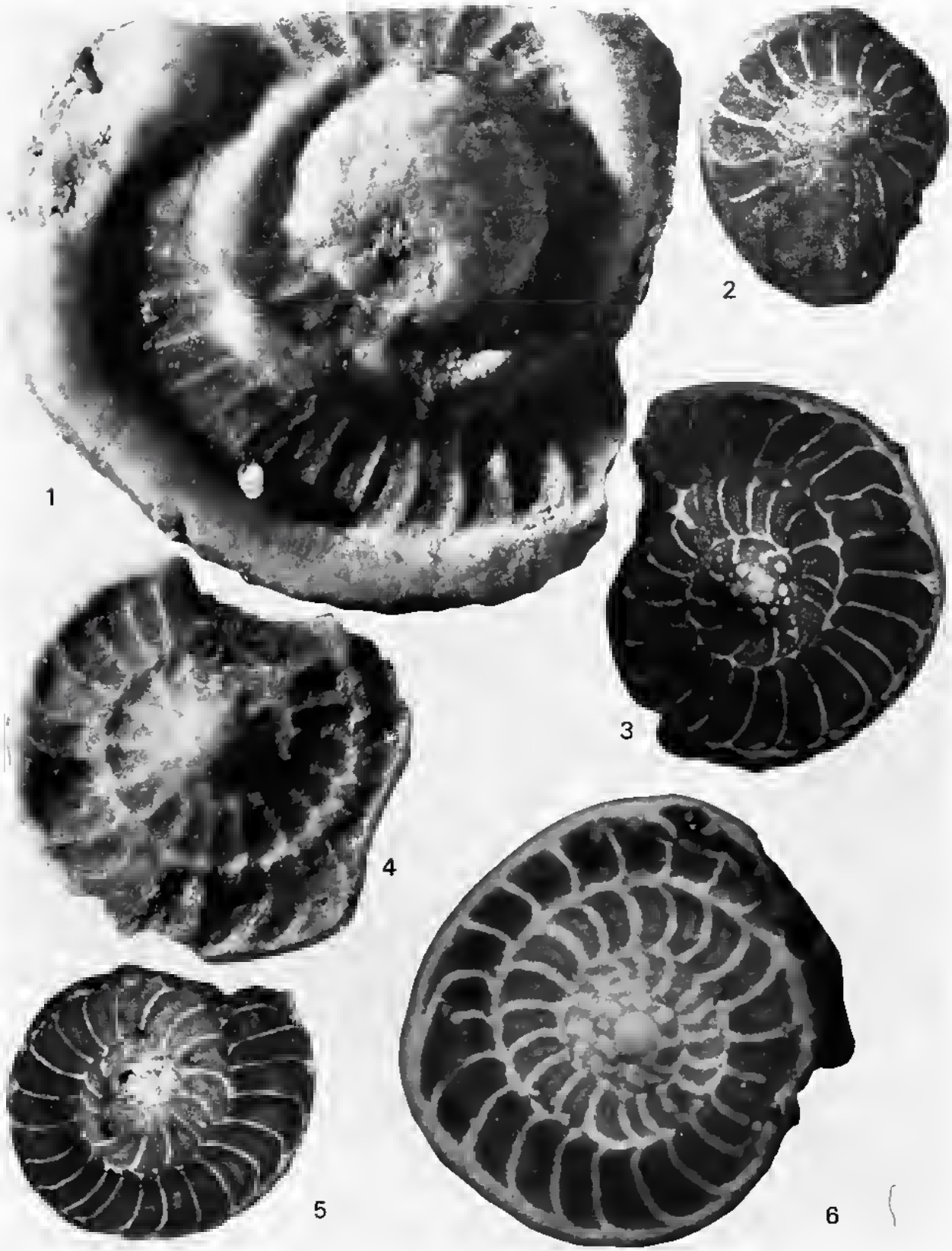


PLANCHE 30. — *Operculina praespira* (Douvillé). Vues latérales au microscope ordinaire. × 10. Lutétien inférieur. — 1) Forme microsphérique. Des accidents pendant la croissance des tours internes ont provoqué un épaississement exceptionnel du cordon marginal au cours de la régénération du test. Pobla de Lillet, Catalogne. 2 km au S. de la route Pobla de Lillet-Gombreny, à partir du km 82. — 2, 3, 5) Formes mégalosphériques immergées dans l'eau. Provenance comme la précédente. — 4) Forme mégalosphérique photographiée à l'air. Provenance comme la précédente. — 6) Forme mégalosphérique immergée dans l'eau. Cahurt (carrière Lassalle), Adour, Aquitaine occidentale, France (voir Hottinger et al. 1956, p. 465); zone d'*Alveolina stipes*.

Source : MNHN, Paris

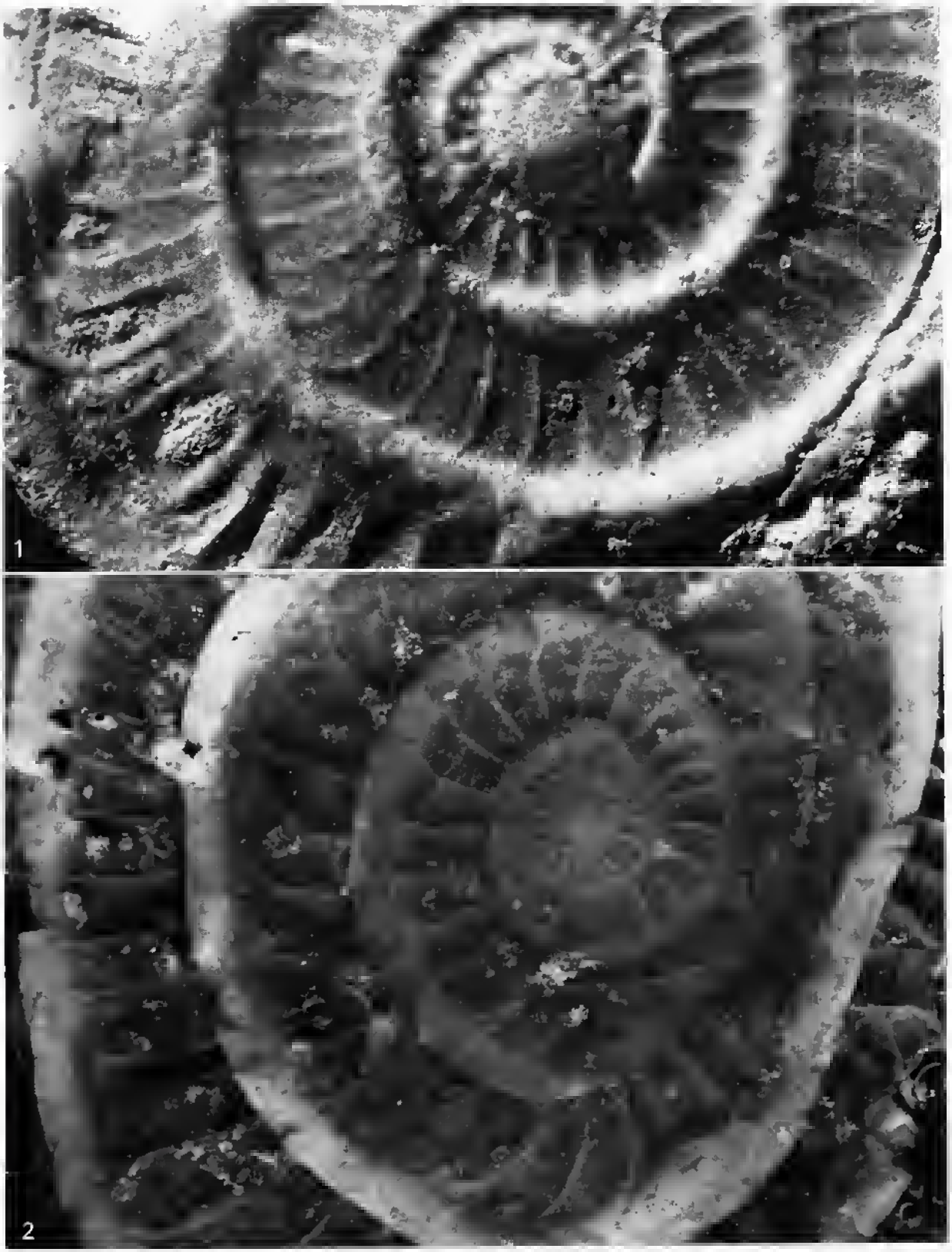


PLANCHE 31. — *Operculina praespira* (Douvillé). Formes microsphériques vues au microscope ordinaire. × 10. Pobla de Lillet, Catalogne. 2 km au S. de la route Pobla de Lillet-Combreny, à partir du km 82. Lutétien inférieur. — 1) Vue latérale, à l'air. — 2) Spécimen fendu par un coup de marteau, immergé dans l'eau.

Source : MNHN, Paris

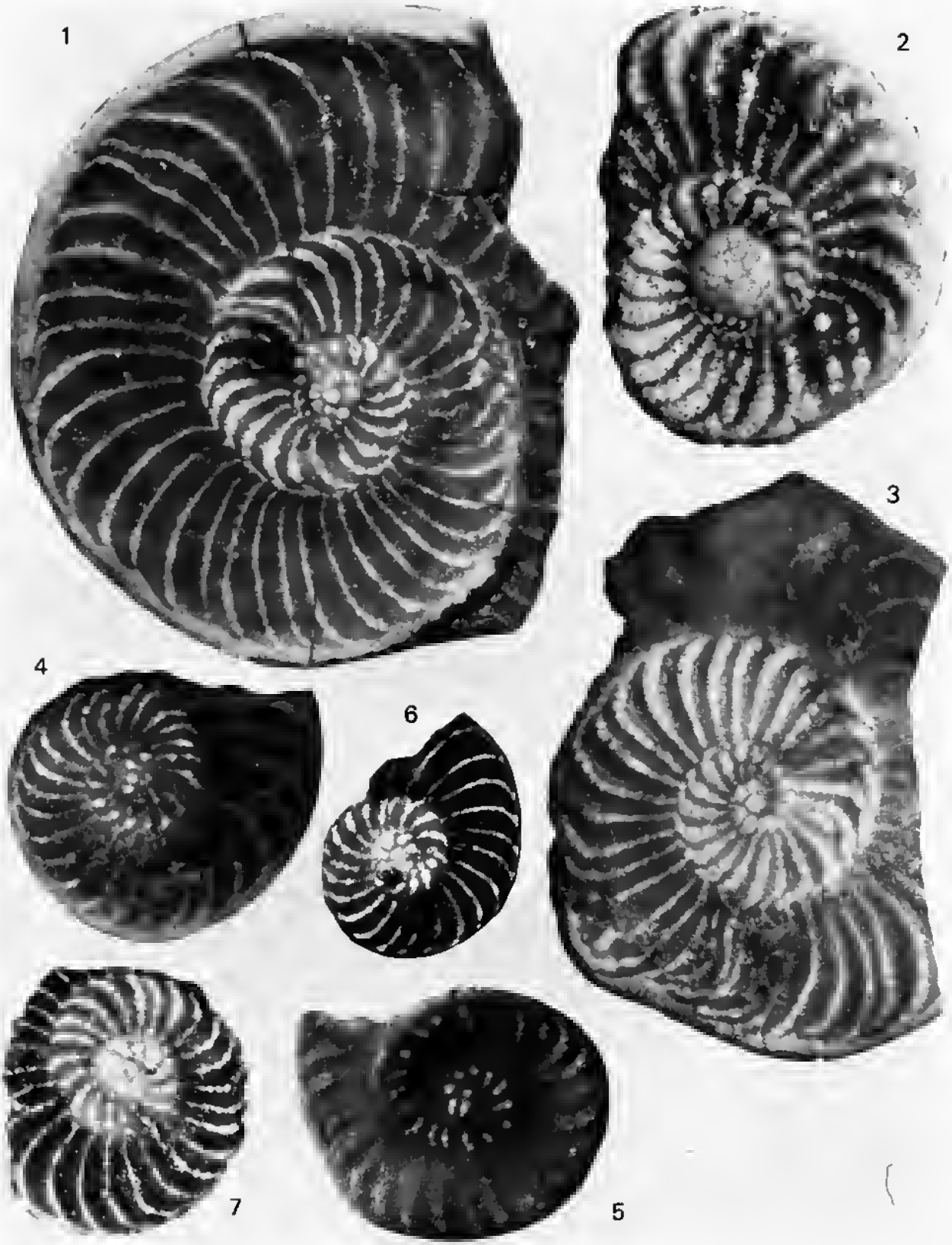


PLANCHE 32. — *Operculina canalifera* d'Archiac. Vues latérales au microscope ordinaire. × 10. Spécimens immergés dans l'eau. Ilerdien moyen. — 1) Forme microsphérique ; Néotype. Tournissan, Corbières, Aude, France. Zone d'*Alveolina moussoulensis*. — 2) Forme microsphérique incomplète à ornementation particulièrement lourde. Mt. Cayla, Aude, France. Loc. 8 in Hottinger, 1958, pl. 1. Zone d'*Alveolina corbarica*. — 3) Forme microsphérique. Aragon, Montagne Noire, Aude, France. — 4, 5) Formes mégalosphériques. Provenance comme la précédente. — 6, 7) Formes mégalosphériques. Région de Tremp, Catalogne. Coupe de Puig Masana, couche 11 (voir Hottinger, 1960, p. 188) ; zone d'*Alveolina corbarica*.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 33. — Operculines du groupe *canalifera*. Microscope optique, coupes équatoriales. × 10. — 1, 2) *Operculina escheri* n. sp., formes mégalosphériques. Huescar, au SW de la Sagra, Espagne méridionale. — Cuisien. — 3, 4) *O. canalifera* d'Archiac, formes mégalosphériques. Topotypes, Tournissan, Aude, Aquitaine orientale. Ilerdien moyen. — 5) *O. canalifera* d'Archiac, forme microsphérique incomplète. Topotype. — 6) *O. canalifera* d'Archiac, forme mégalosphérique. Aragon, Montagne Noire. Aquitaine orientale. Ilerdien moyen. — 7, 8) *O. canalifera* d'Archiac, formes microsphériques incomplètes. Aragon. Ilerdien moyen.

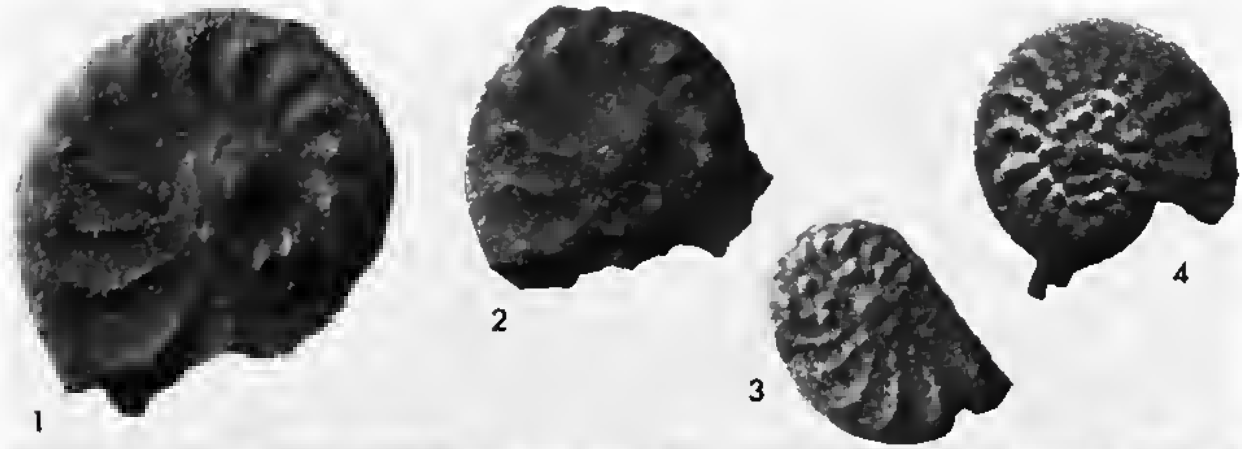
Source : MNHN, Paris

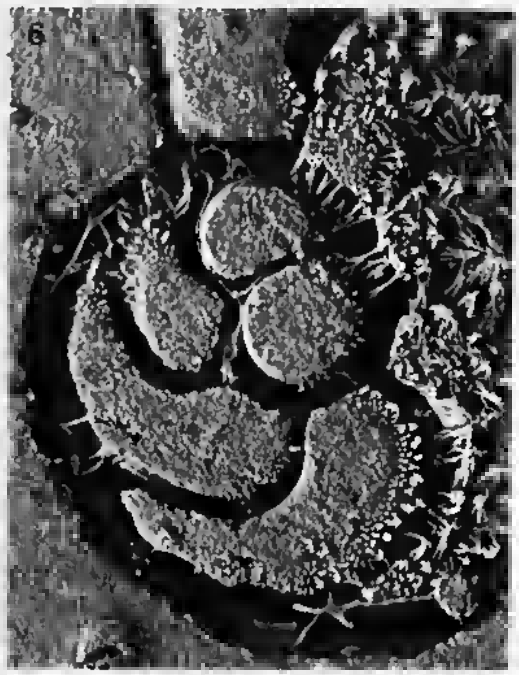
PLANCHE 34. — *Operculina escheri* n. sp. Microscope optique. × 10. Cuisien. — 1) Forme microsphérique, aspect externe, tours internes. Huesear, au SW de la Sagra, Espagne méridionale. — 2) Forme mégalosphérique, aspect externe. Gan-Berdoulou, au S de Pau, Aquitaine occidentale. — 3) Forme mégalosphérique, immergée dans l'eau, aspect externe. Huesear, au SW de la Sagra. — 4) Forme microsphérique fendue dans la flamme et immergée dans l'eau. Gan-Bos d'Arros, au S de Pau, Aquitaine occidentale. Holotype. — 5) Même spécimen que 4, immergé dans l'eau, aspect externe.

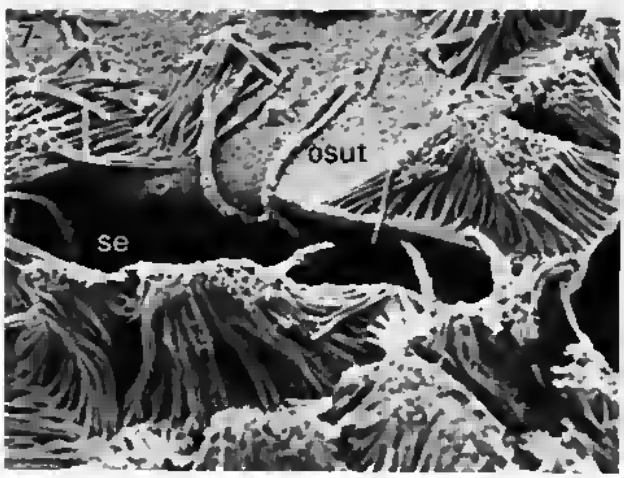
Source : MNHN, Paris

PLANCHE 35. — *Operculina escheri* n. sp. Microscope optique. × 10. Spécimen microsphérique complet immergé dans l'eau. Aspect externe. Sauerbrunn, région d'Yberg, Suisse centrale. Cuisien.

Source : MNHN, Paris







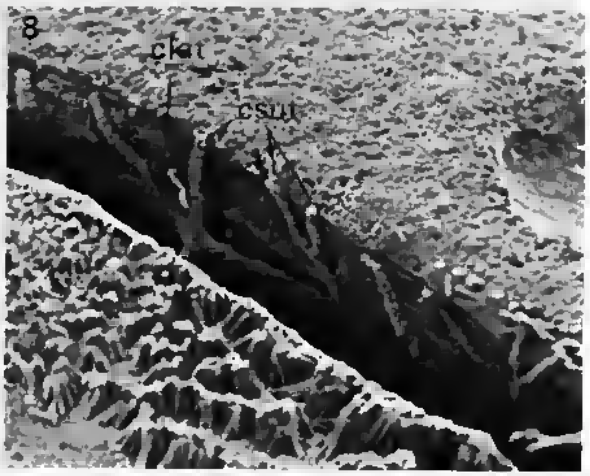
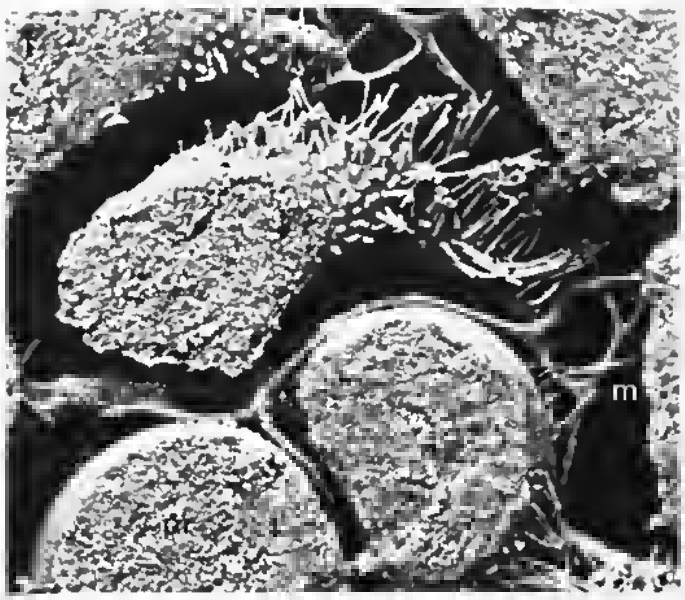
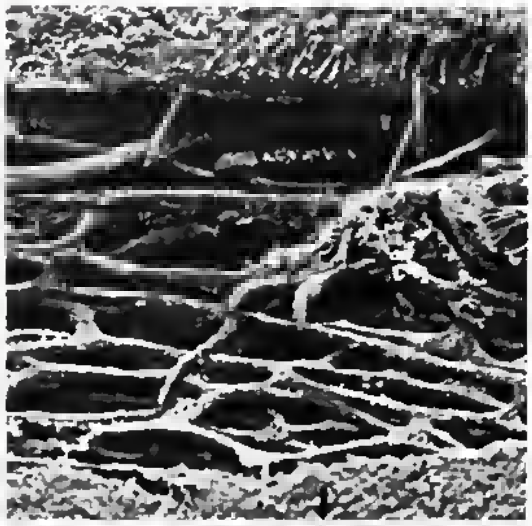
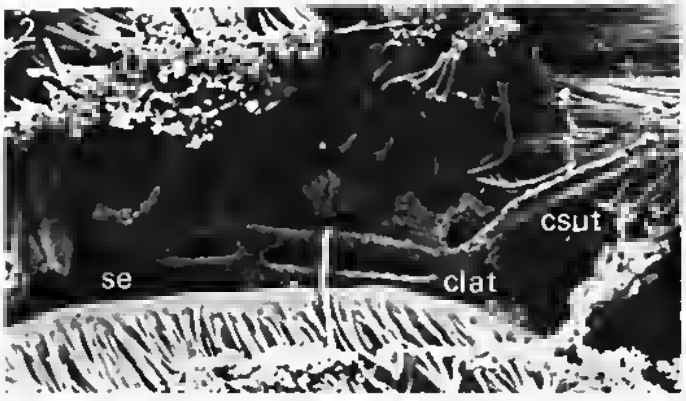


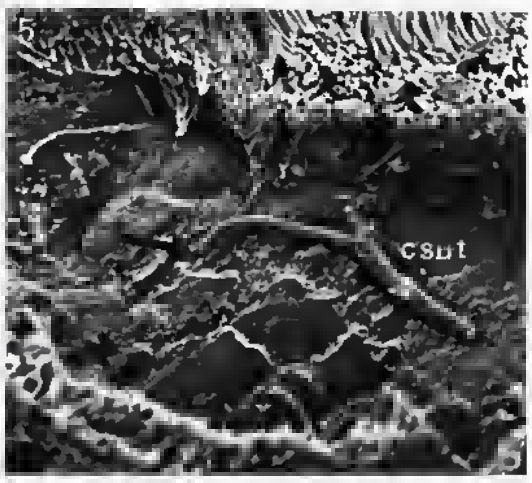
PLANCHE 36. — *Operculina karreri* Penecke. Microscope électronique à balayage. Can-Bos d'Arros, au S de Pau, Aquitaine occidentale, France. Cuisien. — 1-4) Spécimens dégagés, vues externes. × 20. — 5) Remplissage par de l'Araldite. Coupe équatoriale. × 60. — 6) Remplissage par de l'Araldite. Coupe équatoriale. Premier tour de spire montrant l'appareil embryonnaire. × 240. — 7) Remplissage par de l'Araldite. Coupe tangentielle inclinée à 45°. Partie d'un septum (se) montrant la double bifurcation du canal sutural (c sut). × 600. — 8) Remplissage par de l'Araldite. Coupe tangentielle profonde inclinée à 45° montrant le canal latéral (c lat) intraseptal et la base des canaux suturaux (c sut).

Source : MNHN, Paris









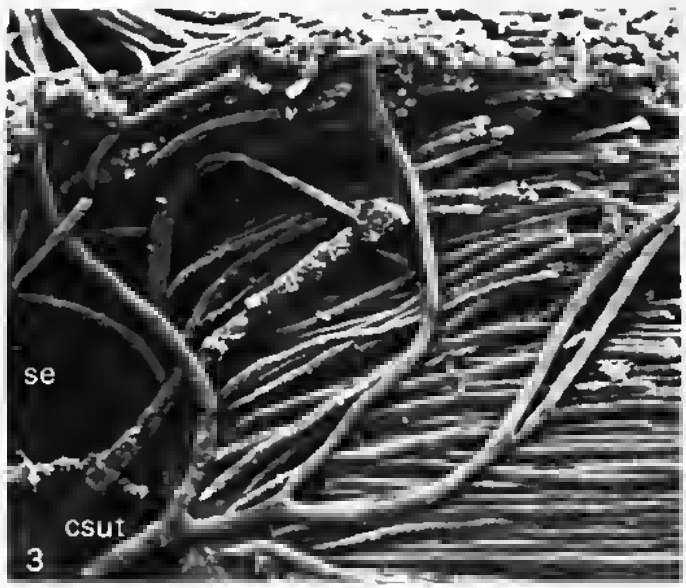


PLANCHE 37. — *Operculina karreri* Peneeke. Microscope électronique à balayage. Can-Bos d'Arros, au S de Pau, Aquitaine occidentale. Cuisien. — 1) Remplissage à l'Araldite, coupe équatoriale. Détail de l'appareil embryonnaire montrant le canal latéral intraseptal dans le septum entre la protoconque (pr) et la deuteroconque et le commencement du cordon marginal (m). × 600. — 2) Remplissage à l'Araldite, coupe tangentielle à mi-hauteur de la paroi latérale, perforée. Vue de l'extérieur d'une partie du septum (se) avec canaux interseptaux (c lat) et canaux suturaux (c sut). × 600. — 3) Remplissage à l'Araldite d'un canal sutural complet (c sut) étalé sur les pores de la paroi latérale. × 1 200. — 4) Remplissage à l'Araldite du cordon marginal. Coupe équatoriale inclinée de 20°. Côté externe marqué d'une flèche × 600. — 5) Remplissage à l'Araldite, coupe tangentielle inclinée de 20°, à ras de la superficie latérale perforée. Vue de l'intérieur d'une partie du septum avec la zone suturale imperforée. L'ouverture suturale du canal sutural (c sut) est marquée d'une flèche. × 600. — 6) Superficie latérale du test, détail montrant la perforation et la suture imperforée ornée de piliers. Remarquer le diamètre à peine plus grand des ouvertures des canaux suturaux (c sut) que celui des pores.

Source : MNHN, Paris

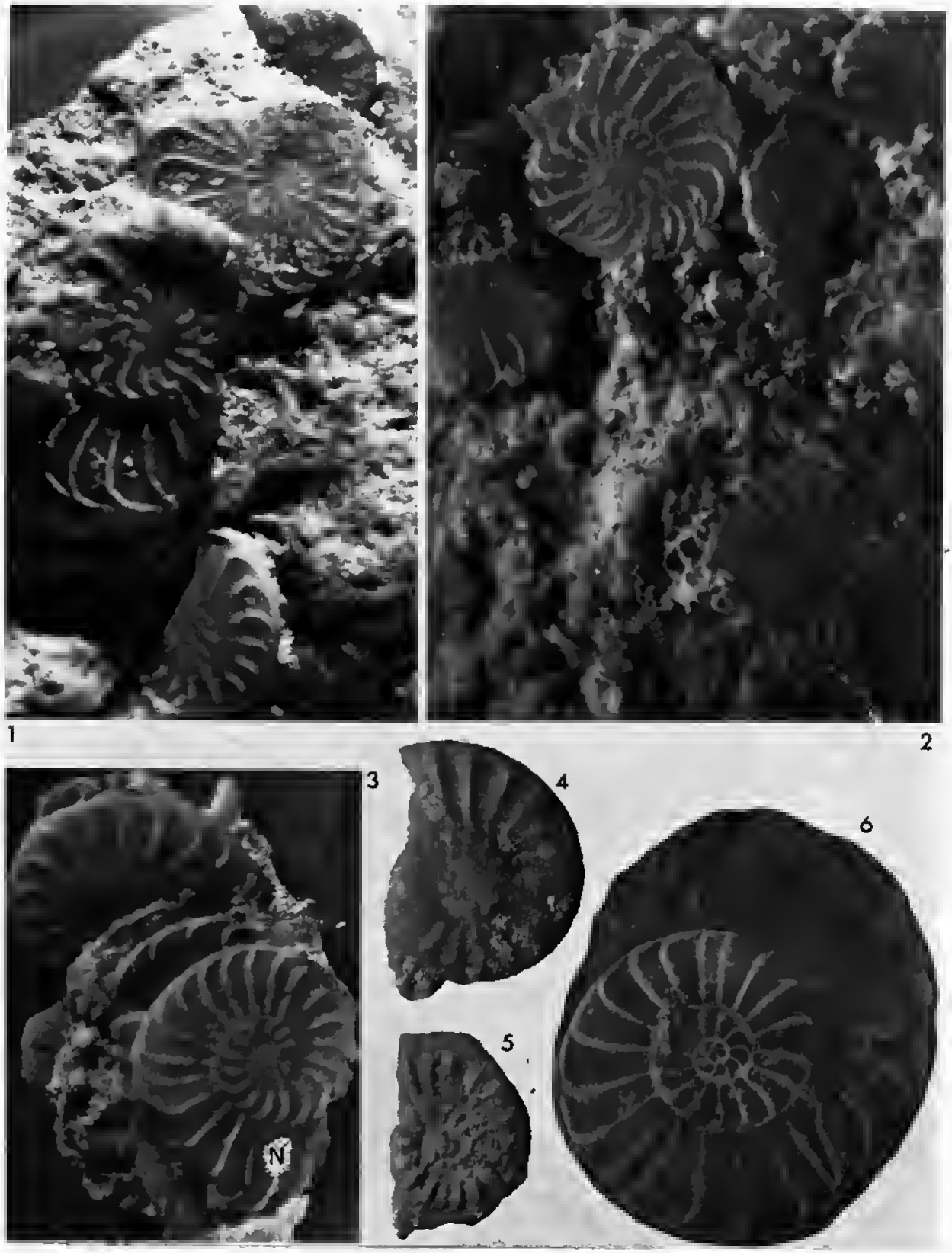
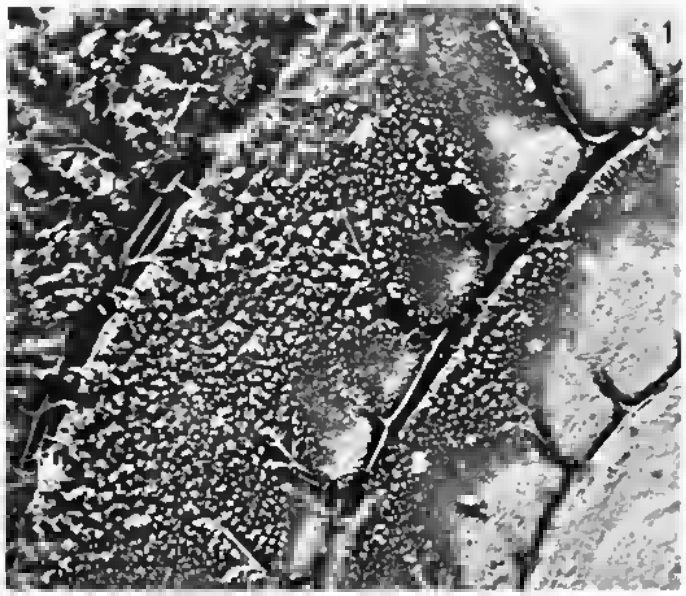


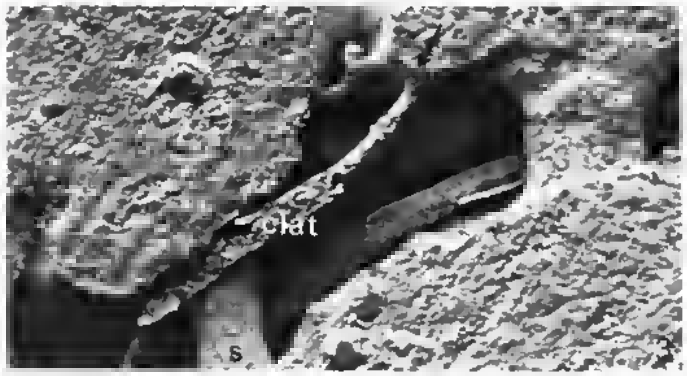
PLANCHE 38. — Operculines du groupe *alpina*. Microscope optique. × 10. — 1-3) *Operculina schwageri* Silvestri. Vue externe de spécimens dégagés par l'érosion sur la roche. Topotypes et Néotype (N de la fig. 3) du Gebel Mokattam le Caire, Égypte. Biarritzien. — 4, 5) *Operculina alpina* Douvillé. Vue externe de spécimens incomplets. Topotypes du Calvaire de Thônes. Savoie, France. Priabonien. — 6) *Operculina alpina* Douvillé. Spécimen fendu, complet. Forme mégalosphérique. Topotype.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 39. — *Planoperculina complanata* (Defrance). Microscope optique. × 10. Oligocène. — 1) Spécimen mégalosphérique fendu, tours internes. « Bordeaux », collection d'Orbigny, Muséum Paris. — 2) Spécimen mégalosphérique orné, aspect externe. Batn el Adas, Ramleh près Tel-Aviv, Israël. — 3) Spécimen mégalosphérique lisse, aspect externe. « Bordeaux », collection d'Orbigny, Muséum Paris. — 4) Spécimen microsphérique orné. Batn el Adas, Ramleh. — 5) Spécimen microsphérique lisse de taille inhabituelle. Fragment du dernier tour fendu. Biarritz (« niveau supérieur »), Aquitaine occidentale, France ; collection H. Douvillé, Muséum Paris. — 6) Spécimen microsphérique fendu dans le plan équatorial. Biarritz (« niveau supérieur »), collection H. Douvillé.

Source : MNHN, Paris





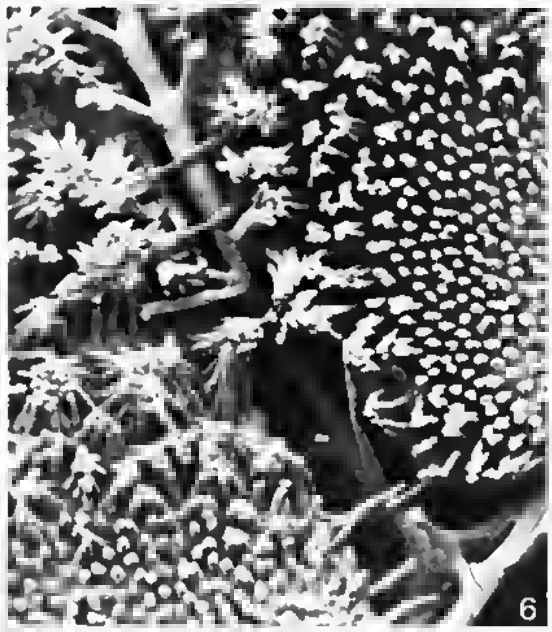
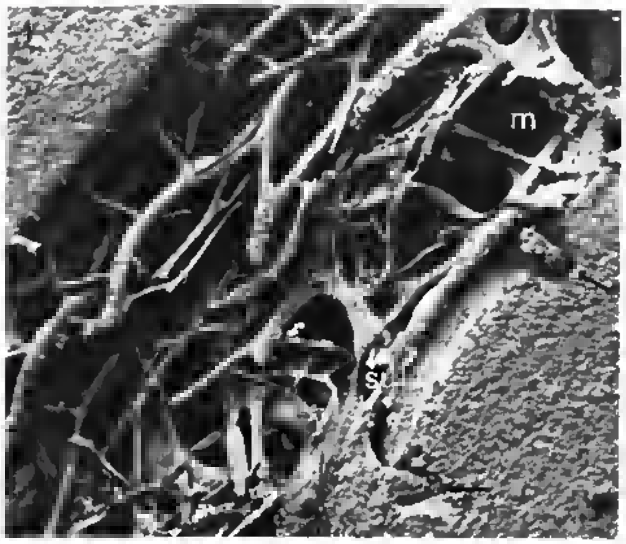
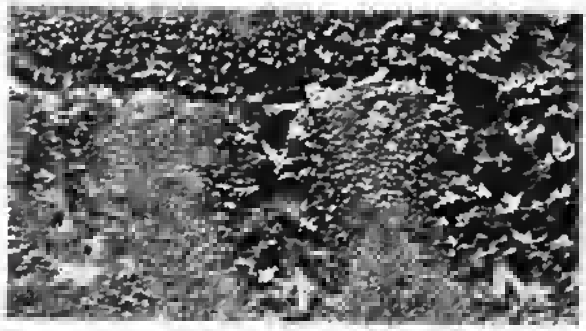
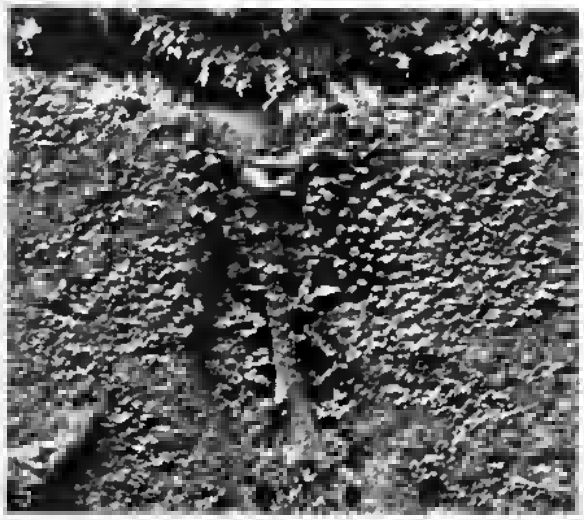


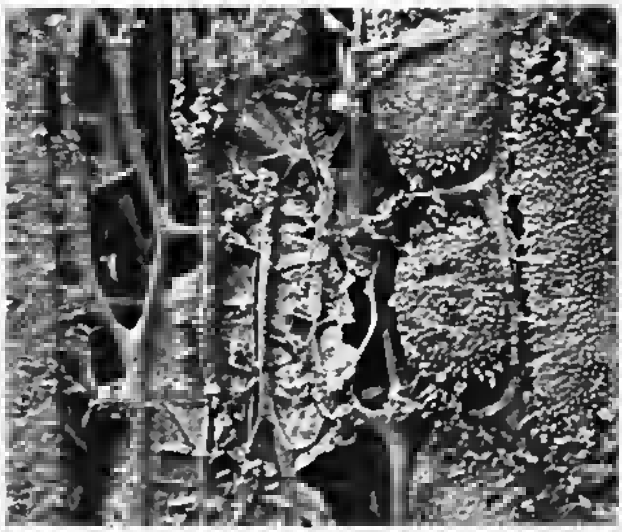
PLANCHE 40. — *Planoperculina complanata* (Defrance). Microscope électronique à balayage, remplissages à l'Araldite. Saucats (Pont Pourquey), région de Bordeaux, Aquitaine occidentale, France. Miocène inférieur (Burdigalien). — 1) Coupe tangentielle légèrement oblique montrant une partie de trois septes successifs avec canaux latéraux et canaux trabéculaires dirigés vers l'avant, dans le sens de la croissance du test. × 120. — 2) Coupe tangentielle montrant le plissement modéré des septes dans les tours internes. × 240. — 3) Coupe équatoriale montrant la communication (flèche) entre les cavités de la loge et le système des canaux intraseptaux (c lat) ; s : stolon radiaire simple. × 600. — 4) Coupe équatoriale, vue générale. × 20. — 5) Coupe tangentielle montrant la bifurcation du canal trabéculaire (vers la gauche) et des canaux suturaux (vers la droite) à partir du canal latéral du système intrasepial. Remarquer la zone non perforée sous le canal trabéculaire à l'endroit où le septum est replissé en avant. × 600. — 6) Coupe tangentielle montrant le parcours oblique du canal trabéculaire dans le pli latéral du septum. × 600.

Source : MNHN, Paris









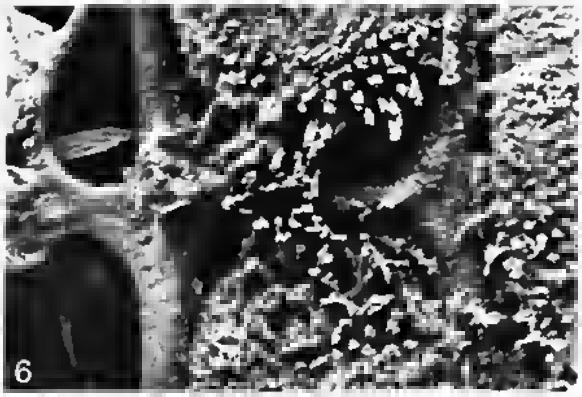


PLANCHE 41. — *Planoperculina* aff. *complanata* (Defrance). Microscope électronique à balayage. Remplissage à l'Araldite. Nouvelle-Zélande, Pleistocène. — 1) Coupe équatoriale. Système de canaux marginaux (m) et passages marginaux (flèches) entre la cavité de la loge et le canal du sulcus (sulc). × 240. — 2) Coupe équatoriale un peu oblique montrant la partie distale du septum avec ses plis latéraux. × 120. — 3) Coupe tangentielle profonde montrant la pointe marginale recourbée de la loge où le canal trabéculaire se transforme en canal latéral secondaire. × 240. — 4) Coupe tangentielle. Plis latéraux du septum avec canaux trabéculaires (ctr) dirigés vers l'avant. × 240. — 5) Détail de la fig. 4. × 600. — 6) Détail de la fig. 3. × 600. Remarquer la base d'un canal sutural secondaire simple. — 7) Fracture transverse, parallèle à un septum, montrant les canaux intraseptaux et la position des stolons (s).

Source : MNHN, Paris

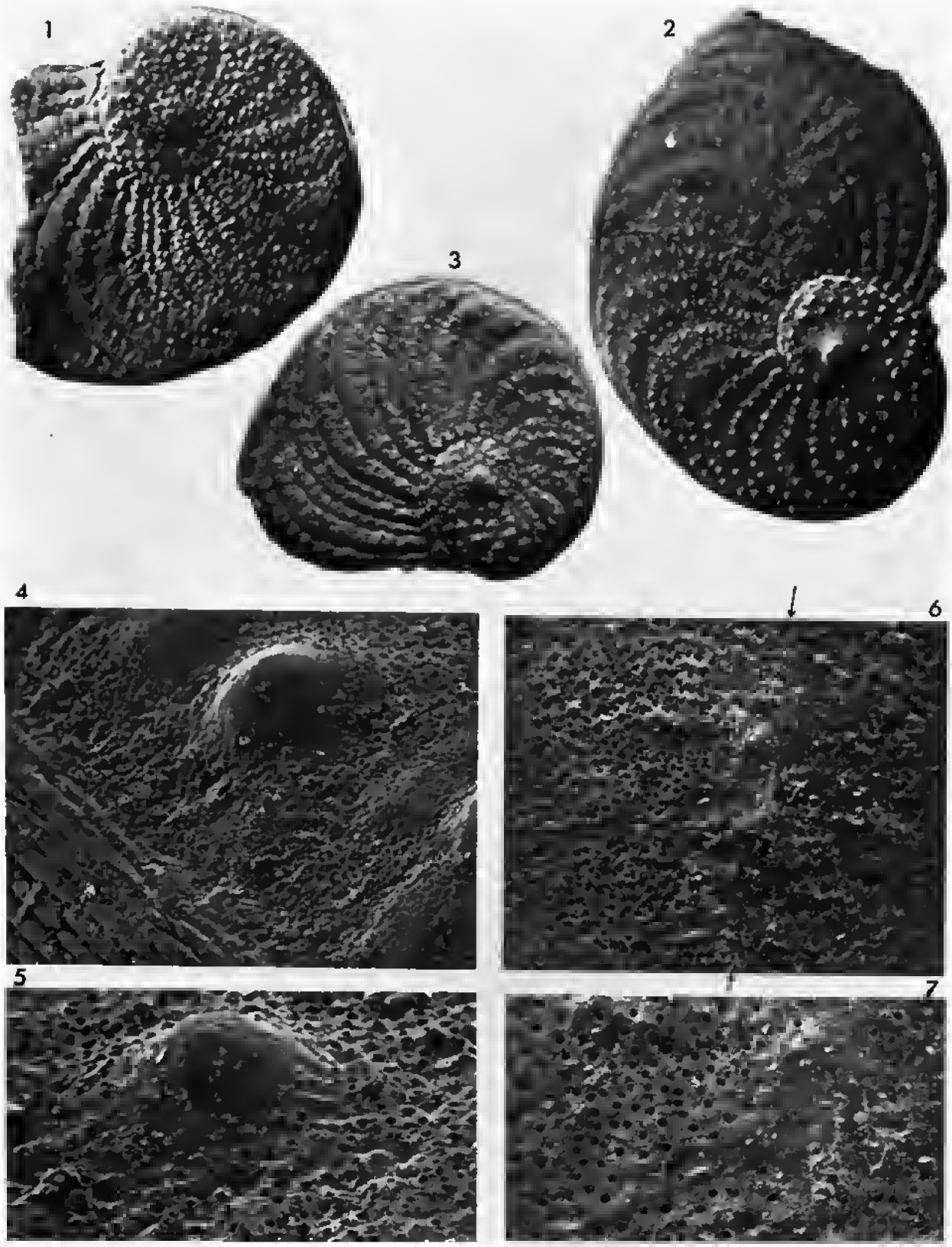


PLANCHE 42. — *Planoperculina heterostegiinoides* (Hofker) Microscope électronique à balayage. Surfaces latérales des coquilles. Sabah, Bornéo septentrional, Océan Indien (N 5°52'30''-E 115°18'00''; 51 m de profondeur). Actuel. — 1-3) Spécimens mégalosphériques. × 20. — 4) Pilier ornemental et cordon marginal. Ouvertures des canaux trabéculaires marquées par des flèches. × 500. — 5) Détail montrant la perforation de la paroi latérale. × 1 000. — 6) Suture (marquée de flèches) à peine visible sur la surface latérale des loges adultes. Les ouvertures des canaux suturaux ne se distinguent guère de celles des pores. × 500. — 7) Détail de la fig. 6. × 1 000.

Source : MNHN, Paris

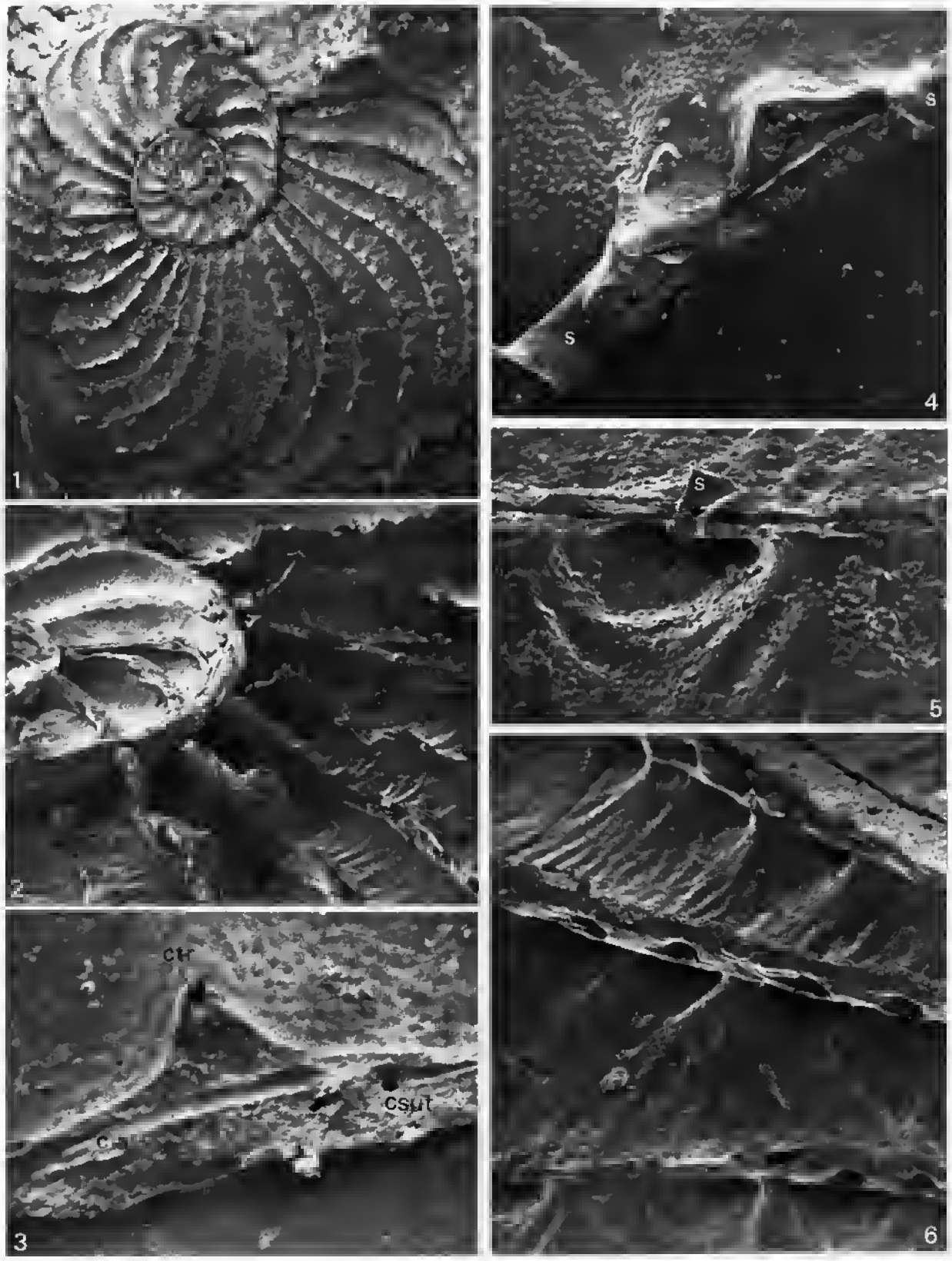


PLANCHE 43. — *Planoperculina heterostegnoides* (Hofker) Microscope électronique à balayage. Surface interne du test. Sabah, Bornéo. Actuel. — 1) Spécimen mégalosphérique entier fendu dans le plan équatorial. × 20. — 2) Spécimen fendu dans le plan équatorial incliné de 50°. Vue sur la face interne des septes. Remarquer la disposition irrégulière des stolons sur la partie proximale des septes. × 100. — 3) Fracture latérale d'une partie du septum montrant le canal latéral (c lat) à découvert, le départ oblique du canal trabéculaire (c tr) et le départ vertical du canal sutural (c sut). Remarquer l'absence de pores dans la partie plissée du septum. × 1 000. — 4) Fracture oblique d'un septum montrant les stolons (s), le pli latéral du septum et le système intraseptal de canaux. × 500. — 5) Fracture latérale du septum à la hauteur du canal latéral. Surface interne de la loge inclinée de 50°. Replis en arrière de la paroi latérale à la hauteur d'un stolon. Détail de la fig. 6, en bas, à gauche. × 510. — 6) Fracture dans le plan équatorial inclinée de 50°. Vue sur la face externe des loges adultes montrant la disposition régulière des stolons dans le plan médian du test, alternant avec les plis latéraux du septal flap. × 200.

Source : MNHN, Paris

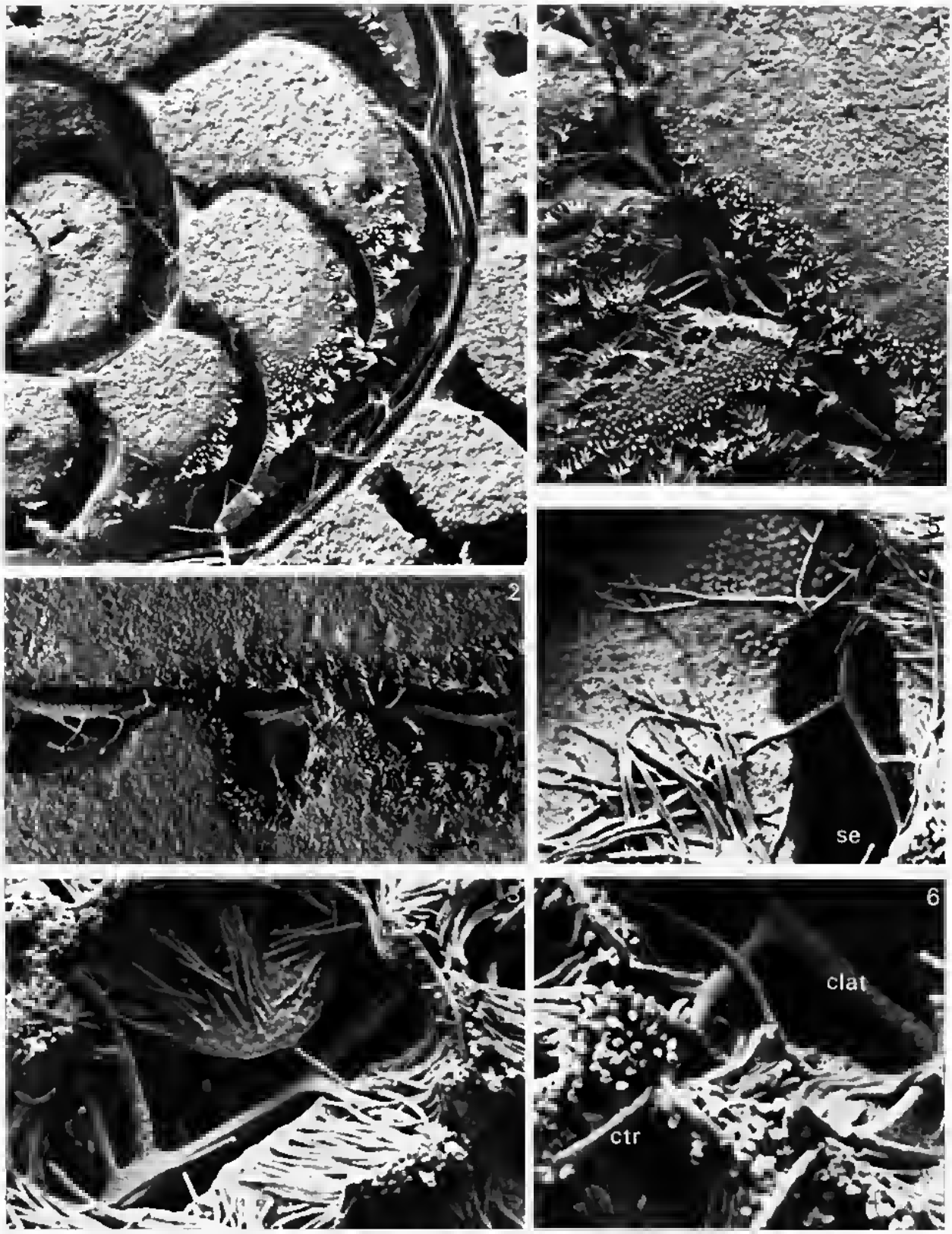


PLANCHE 44. — *Planoperculina heterosteginoides* (Hofker) Microscope électronique à balayage. Remplissages à l'Araldite. Sabah, Bornéo. Actuel. — 1) Section équatoriale. Appareil embryonnaire mégalosphérique. Remarquer la structure operculinoide des tours internes. × 240. — 2) Section tangentielle profonde montrant deux plis latéraux du septum, le canal latéral, les canaux trabéculaires inclinés en avant et les canaux suturaux verticaux. × 240. — 3) Section tangentielle superficielle, à mi-hauteur de la paroi latérale. Un pli du septum ; à gauche : double canal trabéculaire, incliné en avant. À la hauteur du repli de la paroi latérale : un canal sutural simple, vertical. × 600. — 4) Section tangentielle, un peu inclinée par rapport à la surface latérale du test. Pli du septum vers la gauche, avec doubles canaux trabéculaires. Canaux suturaux verticaux. × 240. — 5) Section tangentielle. Le canal trabéculaire (c tr) est étalé artificiellement sur la surface latérale de la loge ; se : septum. × 600. — 6) Section tangentielle superficielle. Détail du parcours oblique du canal trabéculaire (c tr) partant du canal latéral (c lat). × 1 200.

Source : MNHN, Paris

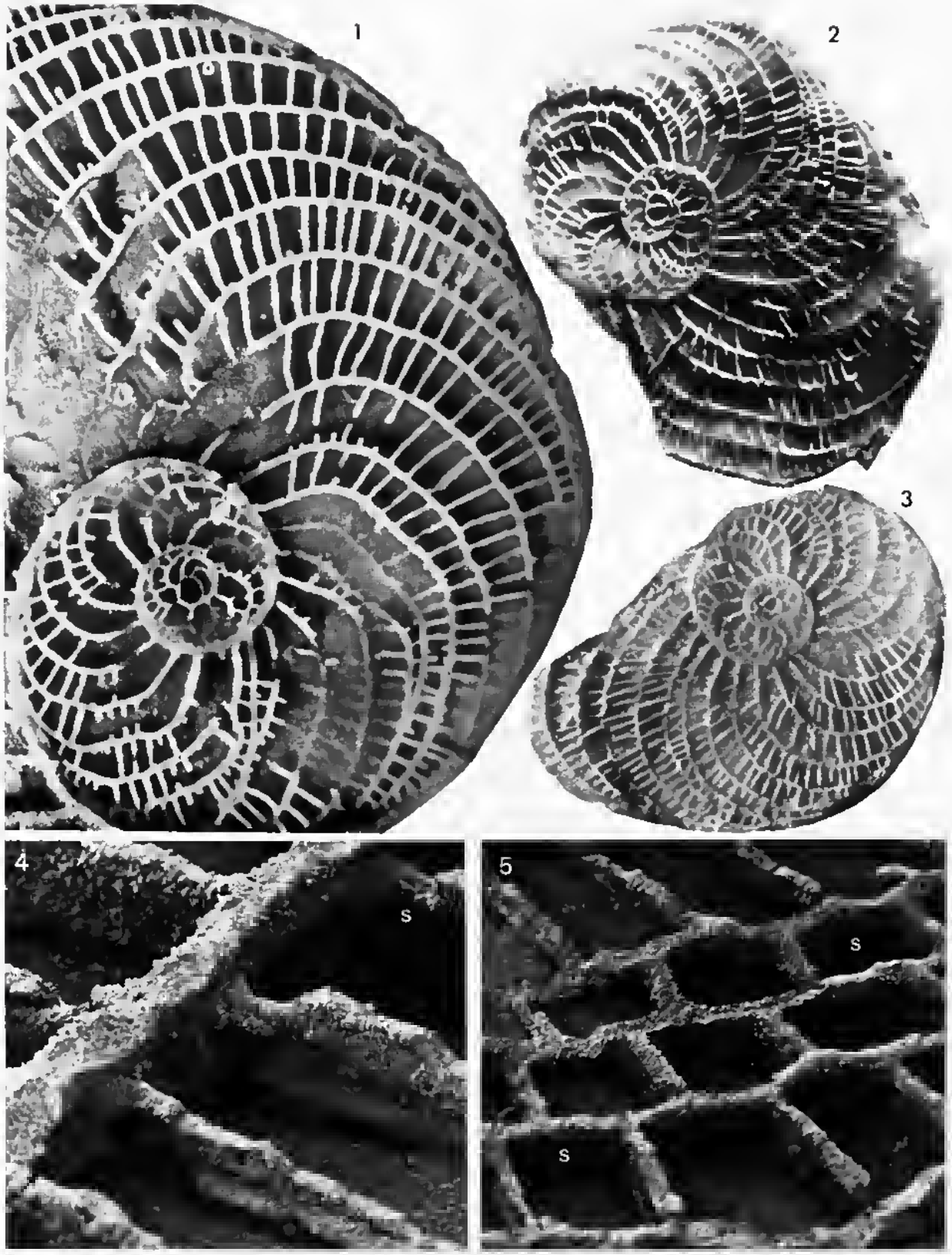
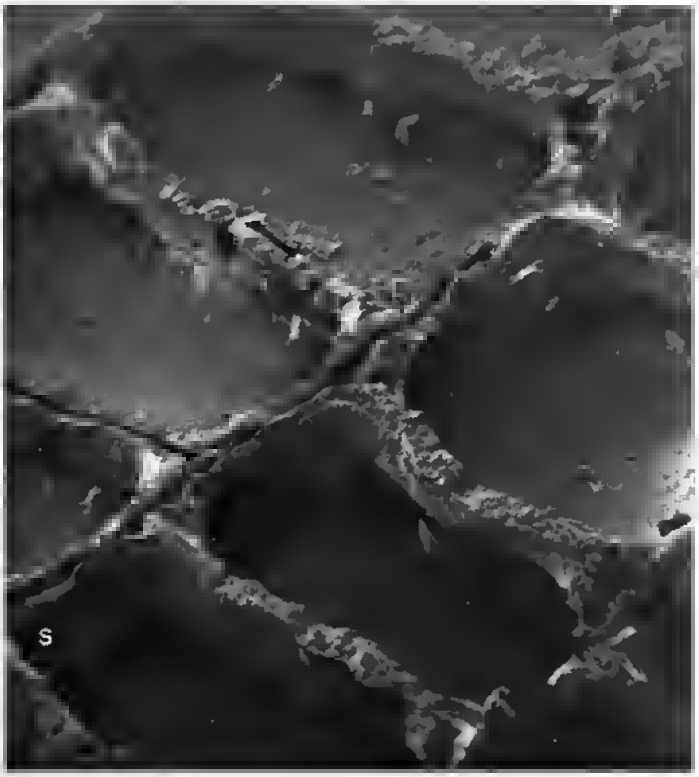


PLANCHE 45. — Hétérostégines planiformes : *Heterostegina papyracea* Seguenza. Miocène supérieur. — 1) Spécimen mégalosphérique fendu dans le plan équatorial. Microscope optique. × 20. Route de Fez à Sefrou, « Marbre de Bahlil », Maroc septentrional (voir Choubert et al. 1964, fig. 1, gisement 3). — 2, 3) Spécimens mégalosphériques fendus dans le plan équatorial. Microscope optique. × 10. Topotypes. Ambuti, Reggio Calabria, Italie méridionale. — 4) Spécimen fendu dans un plan parallèle à l'équatoriale, incliné de 45°, montrant la face proximale du septum primaire, avec les stolons (s) en Y et le décollement latéral du septum secondaire (flèche) formant des passages latéraux annulaires. Pendant la diagénèse, la surface interne de la coquille a été recouverte par un mince dépôt cristallin qui remplit aussi les canaux. Microscope électronique à balayage. × 240. Route de Fez à Sefrou, Maroc. — 5) Spécimen fendu dans un plan légèrement oblique par rapport à l'équatoriale, incliné de 45°, montrant la face externe des septes primaires avec les stolons (s) en Y disposés régulièrement entre les septes secondaires. Microscope électronique à balayage. × 120. Provenance comme la précédente.

Source : MNHN, Paris



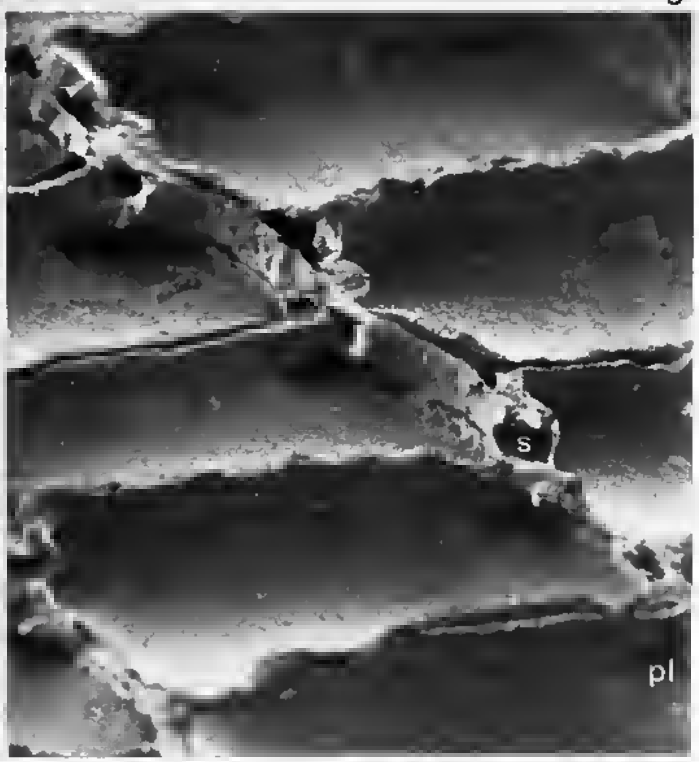


PLANCHE 46. — *Heterostegina operculinoides* Hofker. Microscope électronique à balayage. Surfaces internes de la coquille. Sahah, Bornéo septentrional, Océan Indien (N 5°52'30"; E 115°18'; 51 m de profondeur). Actuel. — 1) Spécimen mégalosphérique fendu dans le plan équatorial. Vue générale. × 20. — 2) Spécimen mégalosphérique, fracture équatoriale. Détail de l'embryon. × 100. — 3) Fracture latérale, parallèle à l'équatoriale. Septum primaire avec stolons (s) du type Y modifié, presque parallèles et radiaux. Septum secondaire décollé latéralement formant un passage latéral (pl). × 1 000. — 4) Fracture latérale, parallèle à l'équatoriale, inclinée de 60°. Vue oblique de la face externe du septum primaire montrant la disposition des stolons (s). × 500. — 5) Fracture latérale, parallèle à l'équatoriale, inclinée de 60°. Vue oblique de la face interne du septum primaire et de la face radiale du septum secondaire; pl : passages latéraux par décollement total de la partie distale du septum secondaire; s : stolons dans le plan médian du test. × 470.

Source : MNHN, Paris

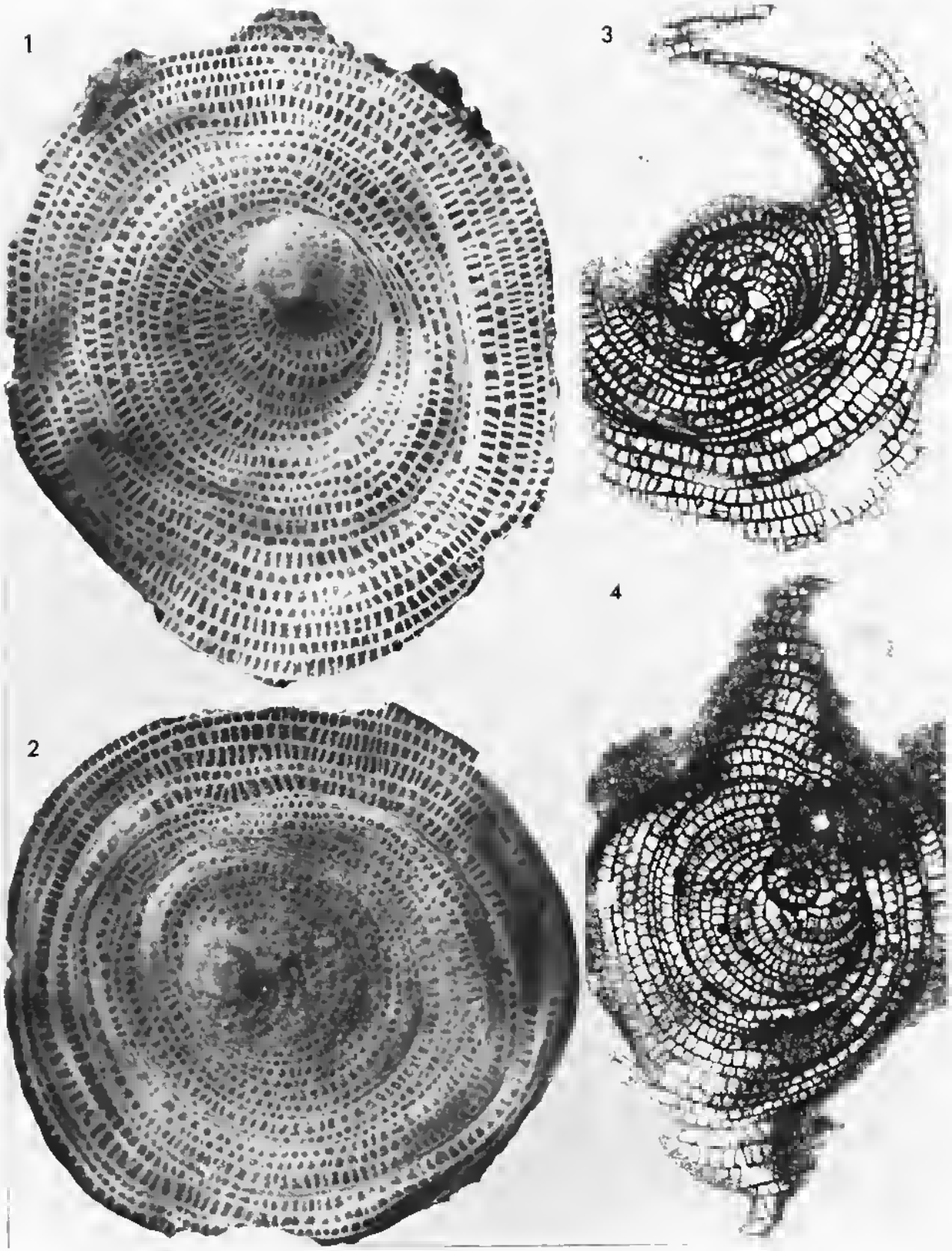


PLANCHE 47. — *Heterocyclina tuberculata* (Möbius). Microscope optique. × 20. Golfe d'Elat, Mer Rouge. Actuel. — 1, 2) Formes mégalosphériques. Surfaces latérales en lumière incidente. Geziret Faraoûn (éch. 71016), 90 m de profondeur. — 3) Forme mégalosphérique, coupe équatoriale. Elat (éch. 71021), 77 m. — 4) Forme mégalosphérique, coupe équatoriale. Geziret Faraoûn (éch. 71016). 90 m.

Source : MNHN, Paris

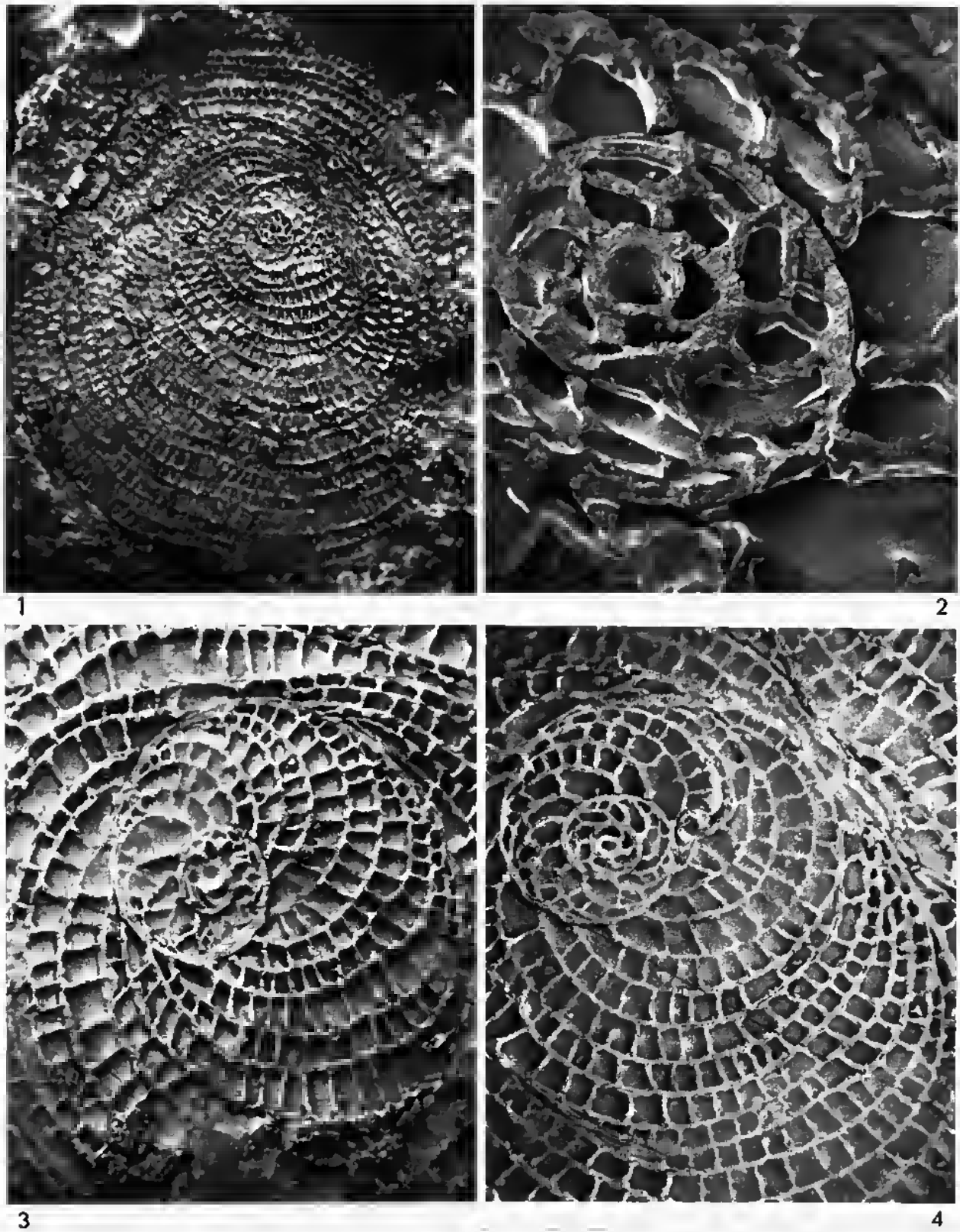


PLANCHE 48. — *Heterocyclina tuberculata* (Möbius). Spécimens fendus dans le plan équatorial du test. Microscope électronique à balayage. Golfe d'Elat, Mer Rouge (Geziret Faraoûn, éch. 71156, 90 m de profondeur). Actuel. — 1) Forme mégalosphérique. × 20. — 2) Forme mégalosphérique. Plan équatorial incliné de 45°, détail de la spire embryonnaire. × 220. — 3, 4) Formes mégalosphériques. Remarquer la variabilité de la spire embryonnaire. × 50.

Source : MNHN, Paris

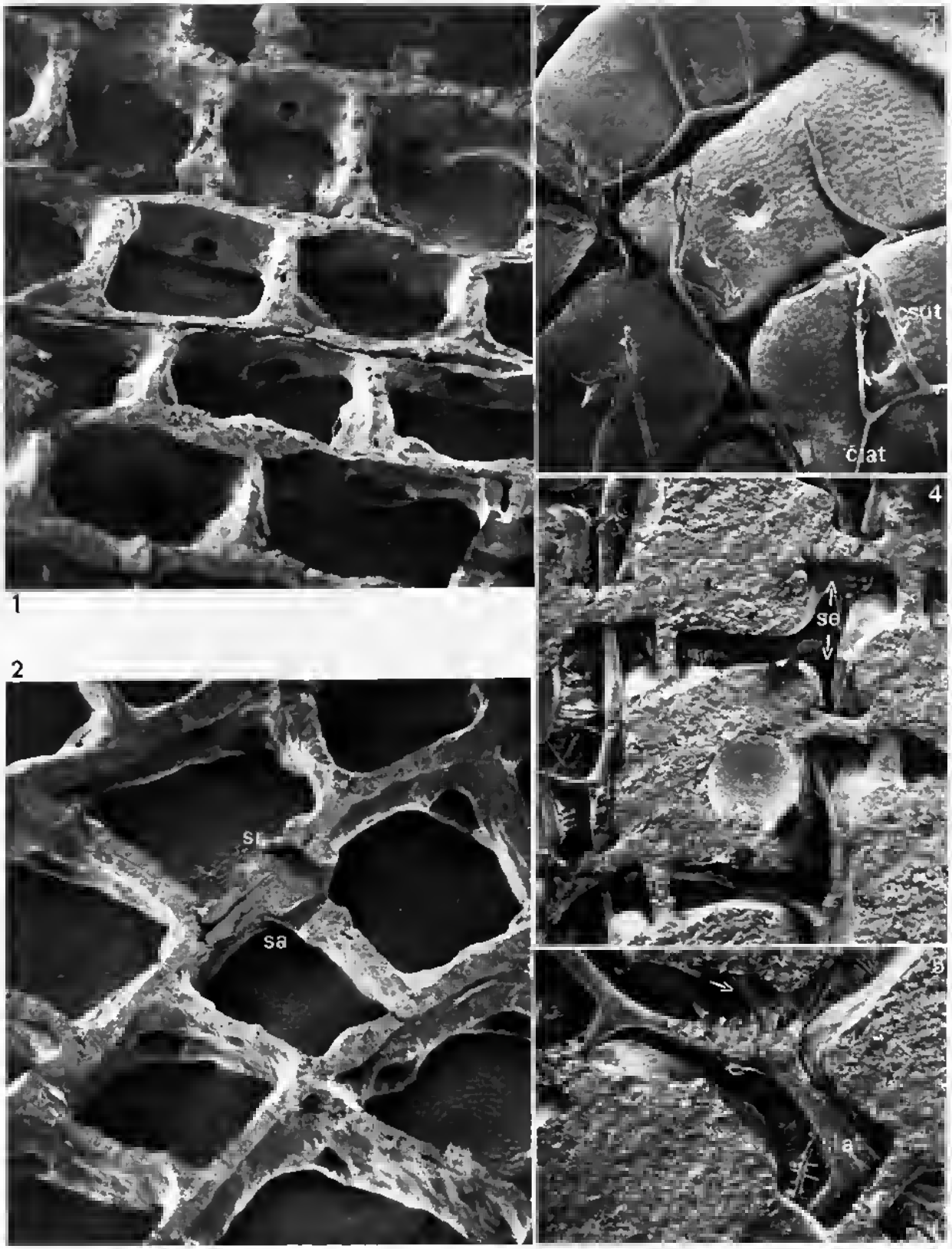


PLANCHE 49. — *Heterocyclina tuberculata* (Möbius). Microscope électronique à balayage. Golfe d'Elat, Mer Rouge (Geziret Faraoûn, éch. 71156, 90 m de profondeur). Actuel. — 1) Fracture latérale parallèle à l'équatoriale, inclinée de 45°. Vue frontale sur la face externe du septum. × 400. — 2) Fracture latérale parallèle à l'équatoriale, inclinée de 45°. Vue oblique sur la face interne du septum. Au centre, la fracture descend dans le plan équatorial et découvre les stolons annulaire (sa) et radiaire (se). × 500. — 3) Remplissage à l'Araldite. Fracture parallèle à la surface latérale du test inclinée de 45°. Le linéament organique étant intact, les remplissages des pores de la paroi latérale ont été enlevés. Remarquer les canaux latéraux secondaires (c lat) et les canaux suturaux simples (c sut) légèrement déformés. × 500. — 4) Remplissage à l'Araldite. Coupe équatoriale. Septa primaires (se) Verticaux, septa secondaires horizontaux ; sa : stolon annulaire ; sr : stolon radiaire. × 500. — 5) Remplissage à l'Araldite. Coupe équatoriale. Passage (flèche) entre la cavité de la loge et le système primaire (c lat) de canaux. × 750.

Source : MNHN, Paris

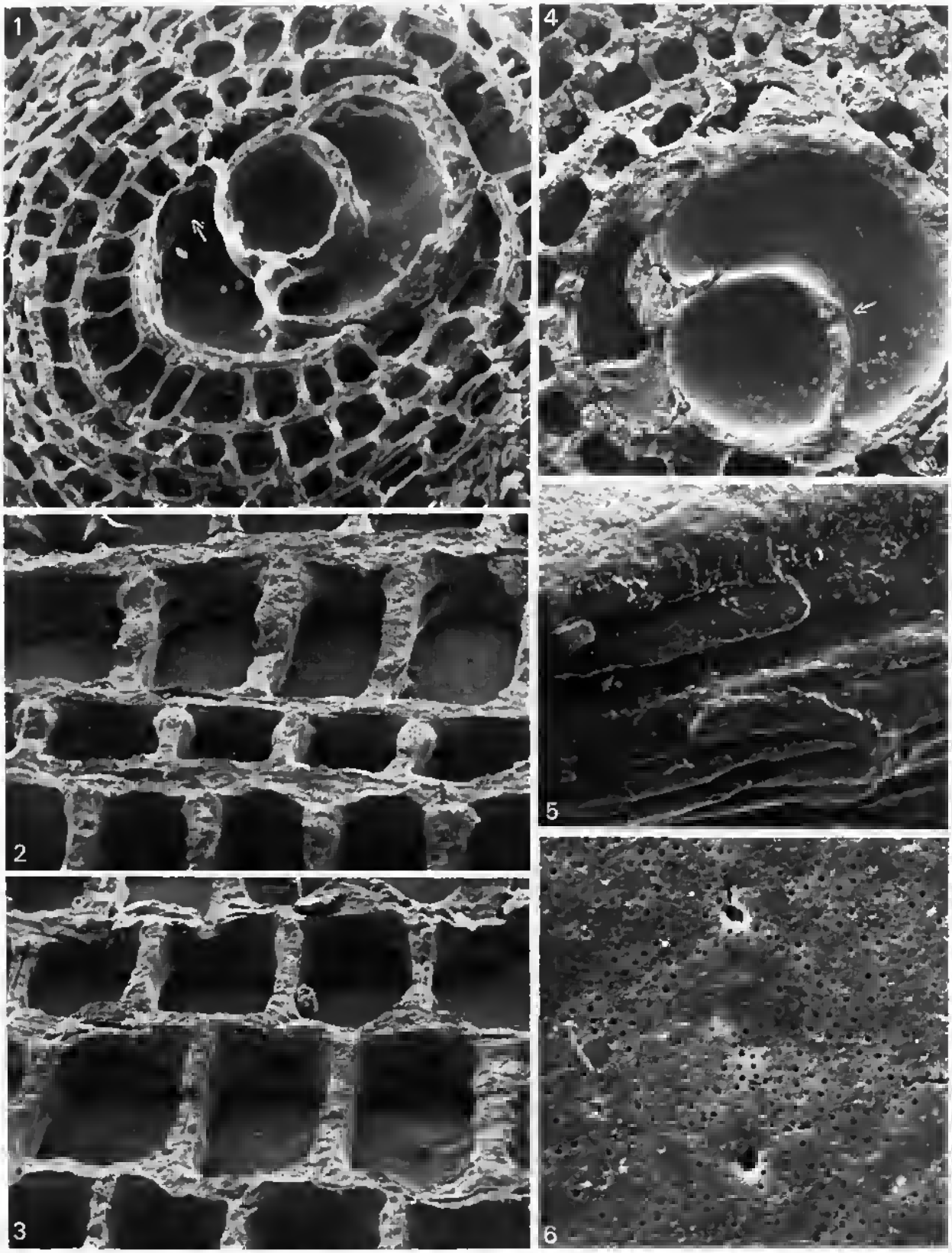


PLANCHE 50. — *Cycloclypeus carpenteri* (Brady). Formes mégalosphériques. Microscope électronique à balayage. Bikini, Pacifique. Actuel. — 1) Spécimen fendu dans le plan équatorial de la coquille, incliné de 45°. Vue générale. × 60. A noter le dédoublement du plan de stolons dans la troisième loge (flèche). — 2) Fracture latérale, parallèle à l'équatoriale, inclinée de 60°. Vue frontale de la face interne des septes primaires. × 240. — 3) Fracture latérale, parallèle à l'équatoriale, inclinée de 60°. Vue frontale de la face externe des septes primaires. × 240. — 4) Appareil embryonnaire, fracture dans le plan équatorial. A noter le foramen (flèche) entre la mégalosphère et la deuteroconque et le système des canaux dans la paroi séparant ces deux premières loges. × 120. — 5) Structures marginales sur la dernière loge annulaire. Plan équatorial incliné de 40°. × 600. — 6) Surface latérale, perforée du test au stade adulte. Ouvertures des canaux suturaux simples. × 1 200.

Source : MNHN, Paris

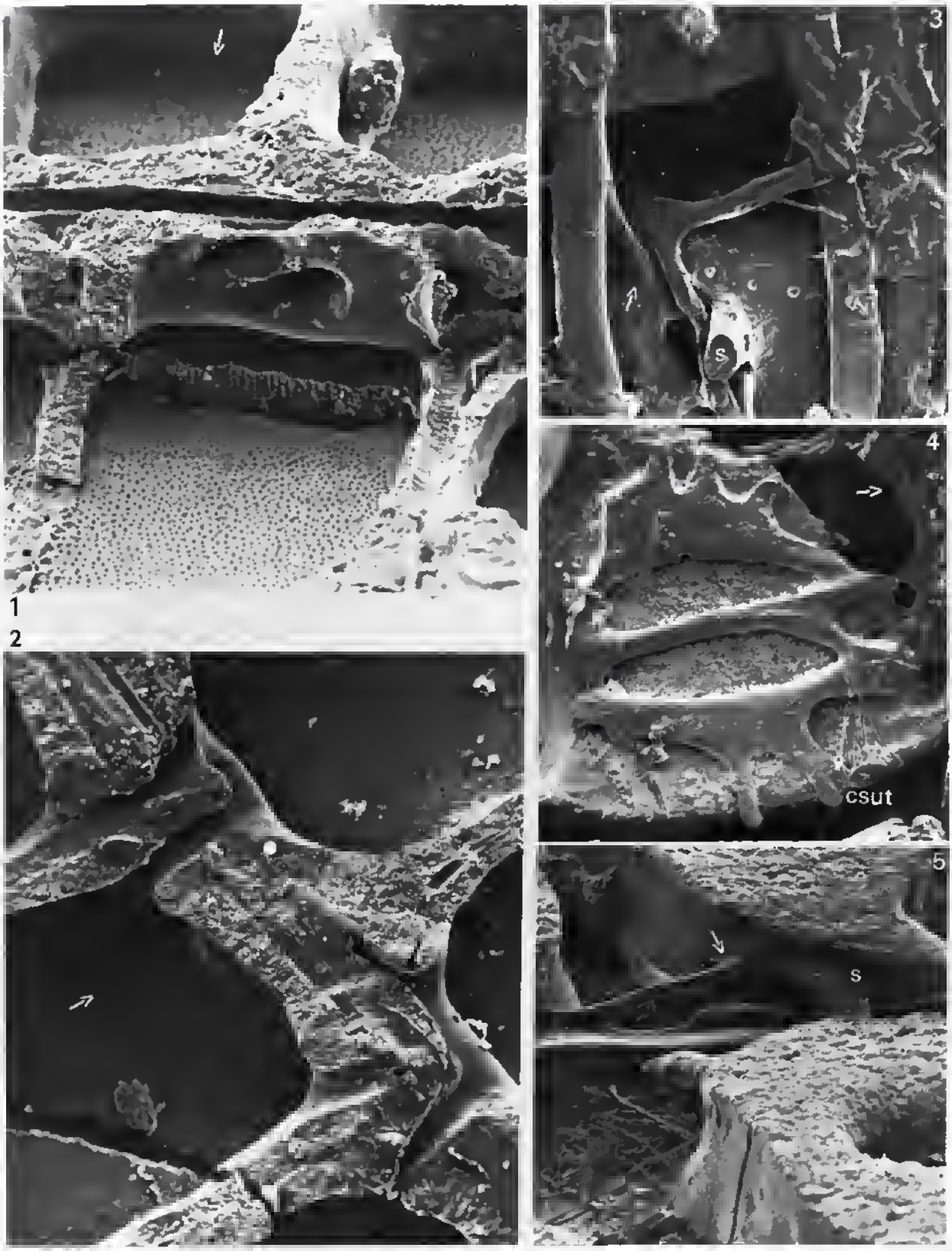


PLANCHE 51. — *Cyclyclypeus carpenteri* (Brady). Microscope électronique à balayage. Bikini, Pacifique. Actuel. — 1) Fracture oblique du test dont le plan équatorial est incliné de 60°. Séparation des stolons par une paroi oblique. Canal latéral du septum primaire à découvert. La flèche indique la direction de la croissance. × 600. — 2) Fracture équatoriale du test. Stolons séparés par une paroi oblique à découvert. Passage de communication entre la cavité de la loge et le système muraseptal de canaux marqué par une flèche noire. La flèche blanche indique la direction de la croissance. × 600. — 3) Remplissage d'Araldite. Fracture transverse parallèle à un septum primaire, montrant deux lagettes voisines, les canaux latéraux du septum primaire, les stolons (s) et un passage (flèche) entre la cavité de la loge et un des canaux latéraux primaires. — 4) Remplissage d'Araldite. Fracture radiale, parallèle à un septum secondaire, montrant le système de canaux dans un septum secondaire et l'embranchement des canaux suturaux (c sut). La flèche indique la direction de la croissance. × 560. — 5) Remplissage d'Araldite. Coupe équatoriale, inclinée de 60°. Remarquer le système de stolons entrecroisé (s) et le passage (flèche) de la cavité de la loge au canal latéral du septum primaire. × 550.

Source : MNHN, Paris

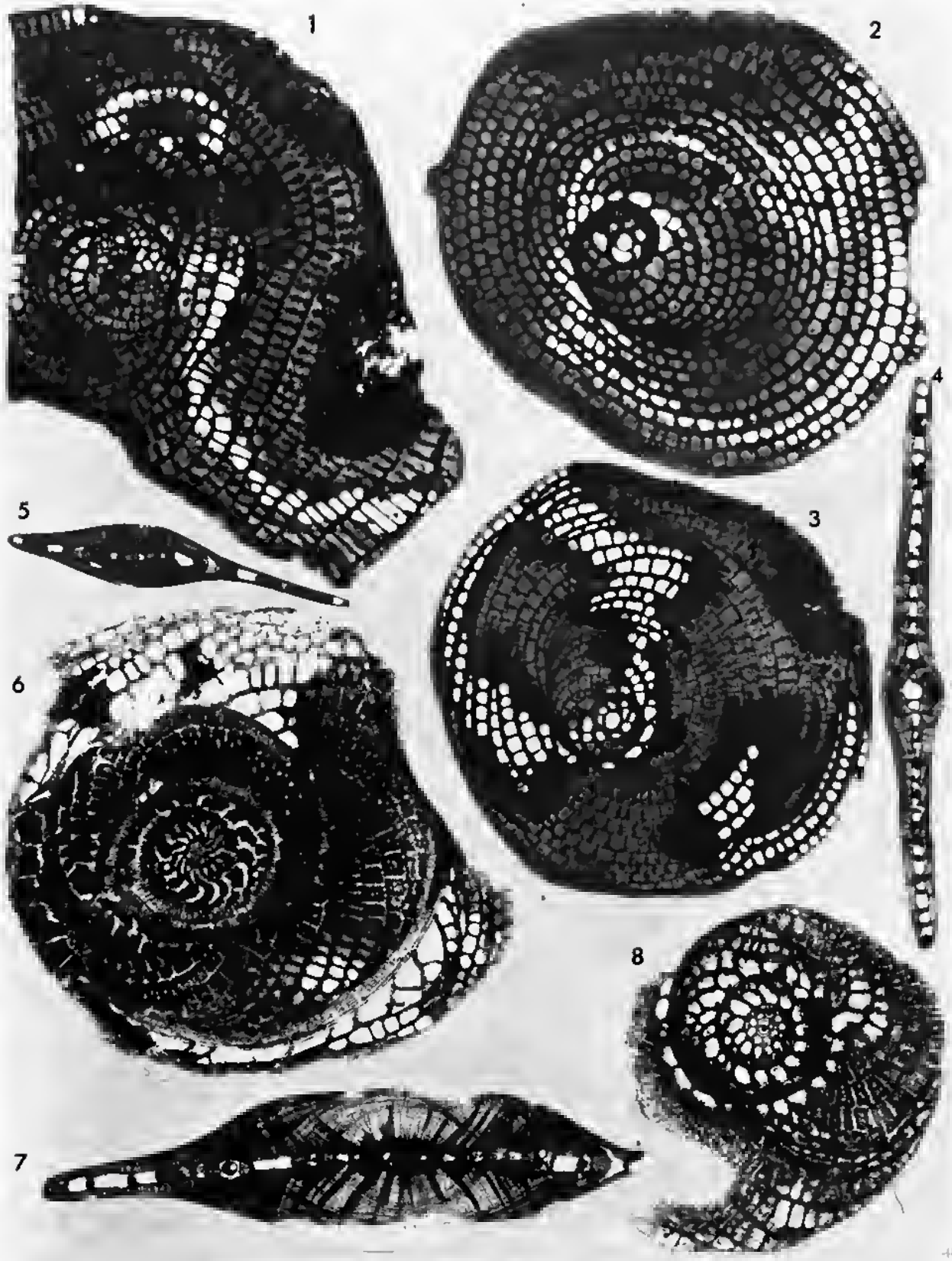


PLANCHE 52. — FIG. 1-4 : *Cycloclypeus* aff. *oppenoorthi* Tan Sin Hok, Microscope optique. × 20. Batn el Adas, Ramleh près Tel-Aviv, Israel. Oligocène. — 1) Forme microsphérique, coupe équatoriale. — 2, 3) Formes mégalosphériques, coupes équatoriales. — 4) Forme mégalosphérique, coupe axiale. — FIG. 5-8 : *Heterostegina depressa* d'Orbigny. Microscope optique. × 20. Golfe d'Elat, Mer Rouge (Elat, éch. 71037, 60 m de profondeur). Actuel. — 5) Forme mégalosphérique, coupe axiale. — 6) Forme microsphérique, coupe parallèle à l'équatoriale. À noter les piliers interseptaux. — 7) Forme microsphérique, coupe axiale. — 8) Forme mégalosphérique, coupe équatoriale. À noter les piliers interseptaux au dernier tour conservé.

Source : MNHN, Paris

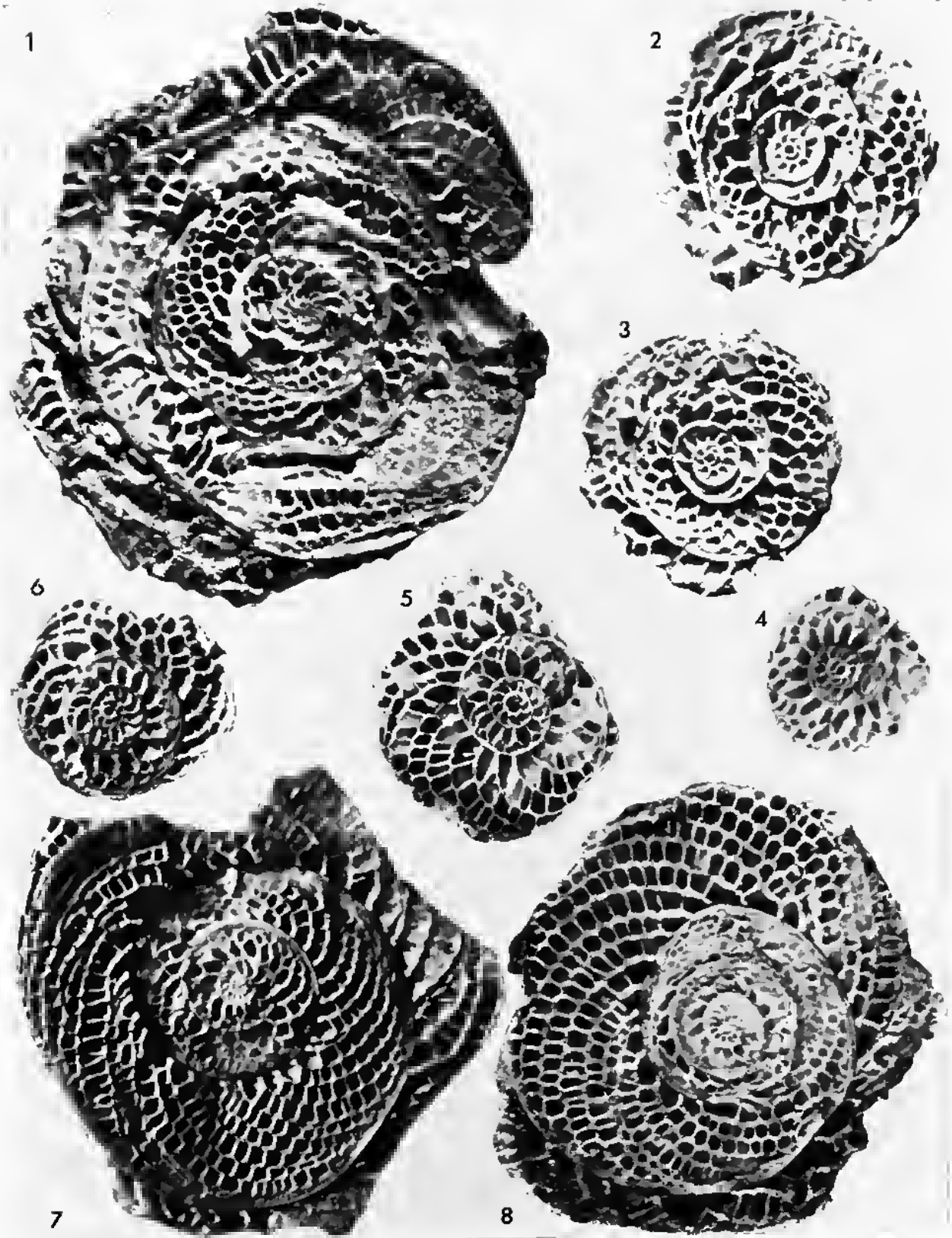


PLANCHE 53. — *Heterostegina depressa* d'Orbigny. Variabilité spécifique de la spire. Spécimens fendus dans le plan équatorial. Microscope optique. × 20. Golfe d'Elat, Mer Rouge. Actuel. — 1) Forme microsphérique. Elat, éch. 71020, 40 m de profondeur. — 2, 3) Forme mégalosphérique. Elat, éch. 71020, 40 m. — 4) Forme mégalosphérique. Geziret Faraoûn, éch. 71050, 30 m. — 5) Forme mégalosphérique. Geziret Faraoûn, éch. 71016, 90 m. — 6) Forme mégalosphérique. Geziret Faraoûn, éch. 71050, 30 m. — 6, 8) Formes microsphériques. Geziret Faraoûn, éch. 7150, 30 m.

Source : MNHN, Paris

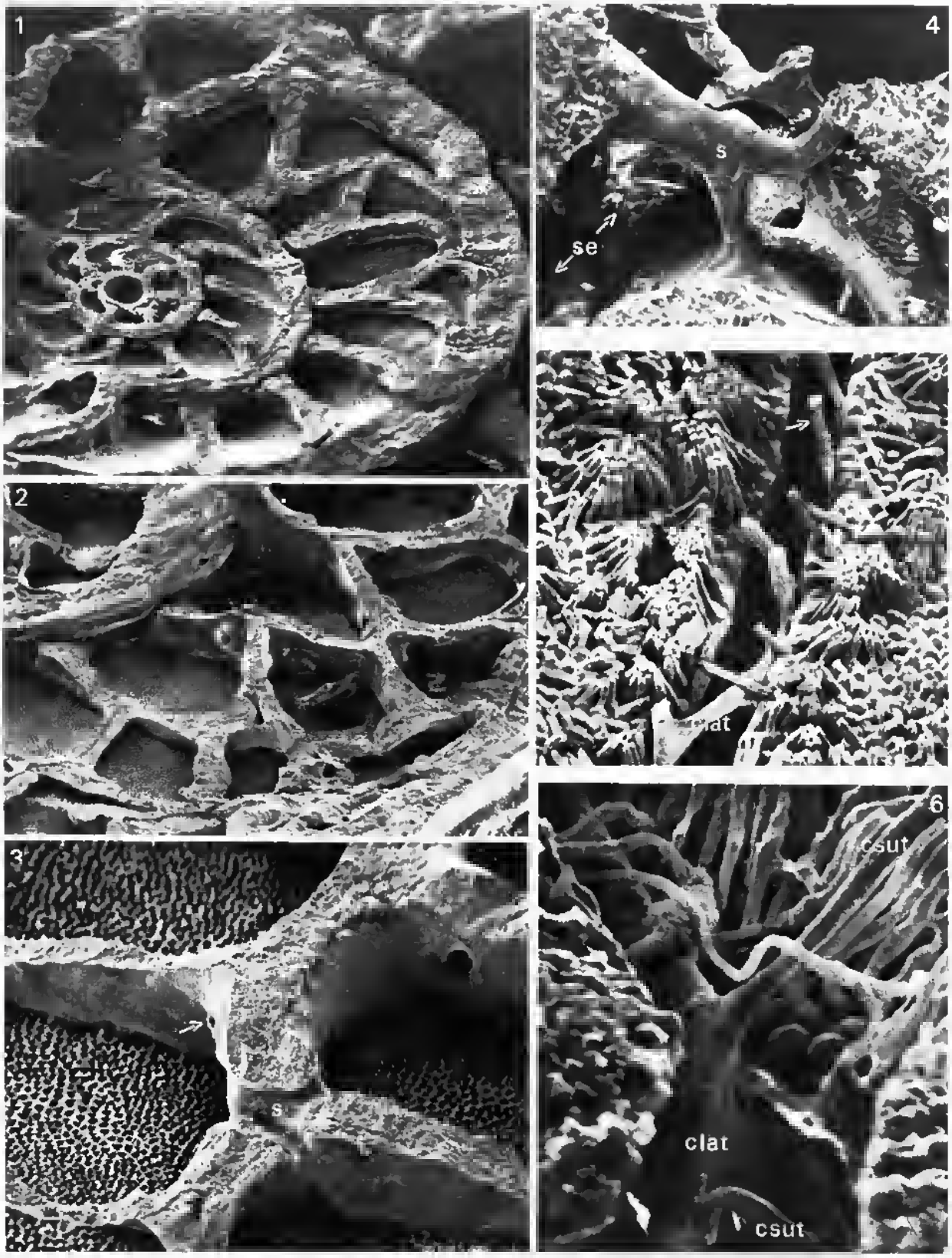


PLANCHE 54. — *Heterostegina depressa* d'Orbigny. Microscope électronique à balayage. Golfe d'Élat, Mer Rouge (Geziret Faraoûn, éch. 71050, 30 m de profondeur (fig. 1-3) et éch. 71013 (fig. 4-6), 77 m). Actuel. — 1) Spécimen microsphérique fendu dans le plan équatorial du test, incliné de 60°. Spire juvénile avec microsphère. × 300. — 2) Spécimen microsphérique fendu dans le plan équatorial, incliné de 60°. Premier tour à logettes secondaires. Vue oblique sur la face distale du septum primaire. × 300. — 3) Fracture oblique. Plan équatorial de la coquille incliné de 60°. Stolon en forme d'un Y (s). Flèche : Passage entre la cavité de la loge et le système intraseptal de canaux. × 500. — 4) Remplissage d'Araldite. Coupe équatoriale un peu oblique. Le septum primaire (se) s'étend dans la diagonale de la figure. Stolon (s) en forme d'Y. Système interseptal de canaux (c lat) coupé à l'oblique. × 1 000. — 5) Remplissage d'Araldite. Coupe tangentielle, parallèle à la surface latérale, inclinée de 45°. Suture avec canaux suturaux verticaux (flèche) et canal latéral (c lat) du système intraseptal × 1 000. — 6) Remplissage d'Araldite. Coupe de 45 °. Deux canaux suturaux simples (c sut) partent du canal latéral (c lat). × 2 000.

Source : MNHN, Paris

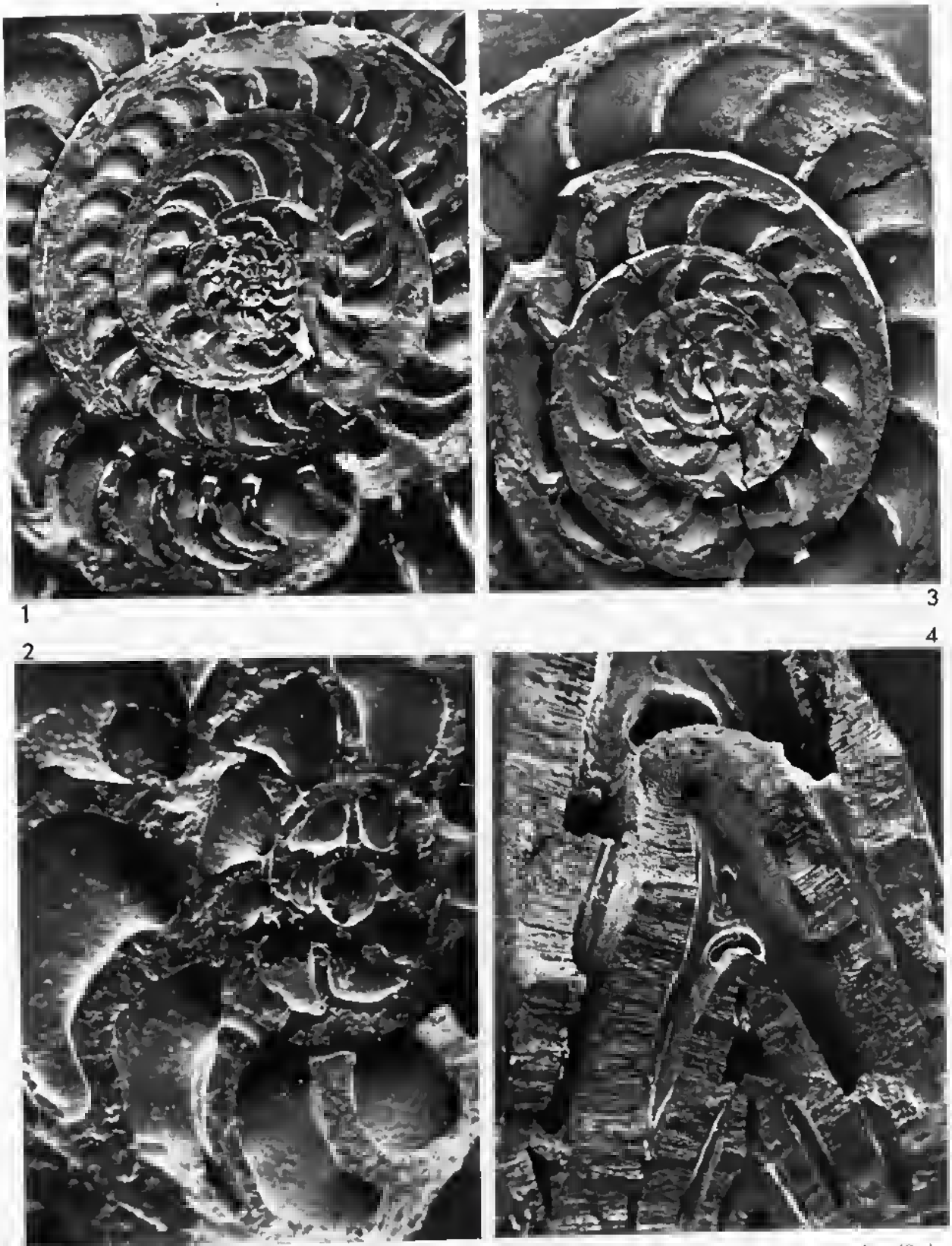
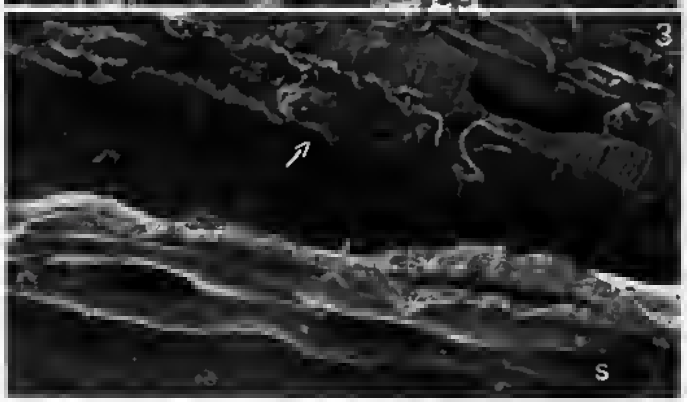


PLANCHE 55. — *Nummulites cummuga* (Carpenter). Microscope électronique à balayage. Sarawak, Bornéo, Océan Indien (Cochrane Shoal, N 03°54'-E 113°07', 21 m de profondeur). Actuel. — 1) Spécimen microsphérique fendu dans le plan équatorial. Vue générale. × 44. — 2) Détail de la fig. 1, microsphère et tours juvéniles. × 550. — 3) Spécimen mégalosphérique fendu dans le plan équatorial. × 50. — 4) Spécimen mégalosphérique. Fracture oblique voisine à l'axiale. A noter le foramen principal, les stolons et le suleus. × 100.

Source : MNHN, Paris



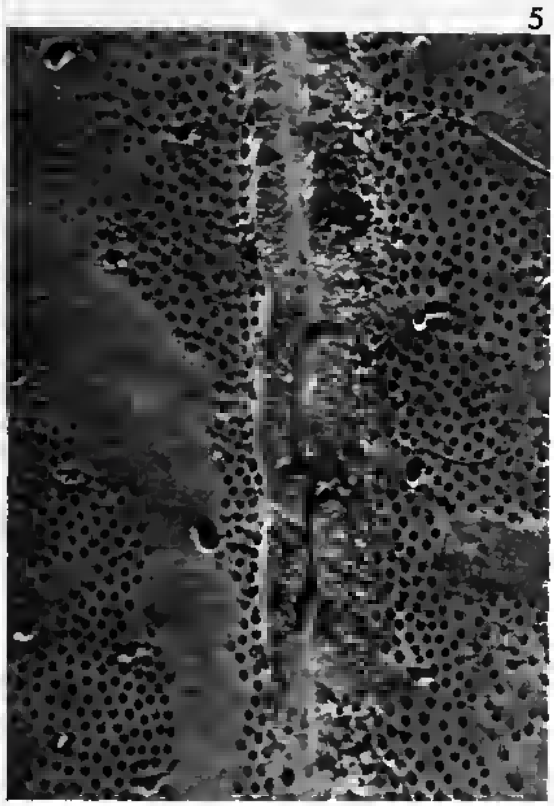


PLANCHE 56. — *Nummulites cummingii* (Carpenter). Microscope électronique à balayage. Sarawak, Bornéo, Océan Indien, Actuel. — 1) Spécimen mégalosphérique, surface décortiquée de l'avant-dernier tour de spire. Remarquer le croisement des septes du tour sous-jacent avec ceux du tour superposé. × 100. — 2) Détail de la fig. 1 montrant les passages (flèches) par décollement latéral du septum d'une cavité de loge à la suivante. Au fond de la prolongation alaire du septum il y a des passages de la cavité de la loge au système intraseptal de canaux. × 500. — 3) Fracture d'une partie marginale d'une loge adulte, évolute dans un plan latéral, parallèle à l'équatorial incliné de 45°. Les stolons (s) y sont régulièrement alignés dans le plan médian du test. Remarquer le sulcus avec ses passages marginaux, radiaires (flèche) reliant la cavité de la loge avec le canal du sulcus. × 390. — 4) Surface latérale, perforée de la loge. Remarquer les trabécules transverses et les ouvertures des canaux trabéculaires (flèche). Dans les canaux latéraux (c lat) des prolongations alaires des loges du tour superposé un certain nombre de pores de la paroi latérale sous-jacente ne sont pas bouchés. × 200. — 5) Détail de la fig. 4. Flèche : Lieu de communication entre les systèmes de canaux appartenant à deux tours de spire successifs. × 500.

Source : MNHN, Paris

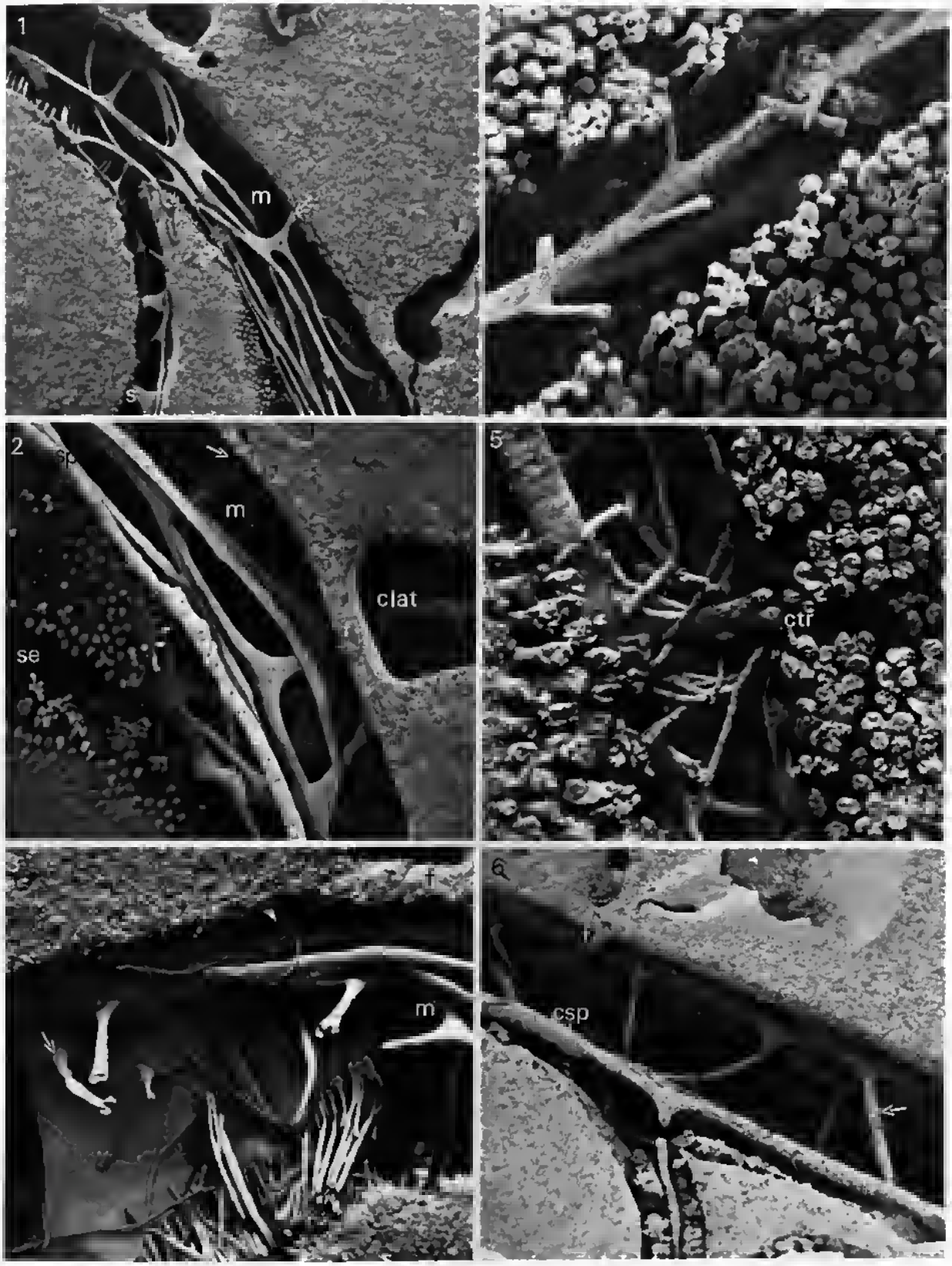


PLANCHE 57. — FIG. 1-5 : *Nummulites cummingii* (Carpenter). Microscope électronique à balayage. Remplissages d'Araldite. Sarawak, Bornéo, Océan Indien. Actuel. — 1) Coupe équatoriale montrant le système des canaux marginaux dans un tour interne. × 200. — 2) Détail du plexus où le système de canaux intraseptal communique avec le système marginal. × 500. — 3) Coupe équatoriale un peu oblique. Partie distale de la prolongation alaire de la loge vue de l'intérieur. La surface imperforée recouvre le cordon marginal du tour précédent (m). — 4) Coupe tangentielle, parallèle à la surface latérale, perforée de la loge. Canal latéral du système intraseptal et base des canaux trabéculaires. × 1 000. — 5) Coupe tangentielle un peu plus externe, mais parallèle à celle de la fig. 4. Canal trabéculaire (ctr) avec sa première bifurcation, écartement externe des pores formant la trabécule transverse. — FIG. : *Nummulites planulatus* Lam. Tuilerie de Gan, S de Pau, Aquitaine occidentale. Cuisien. Remplissage d'Araldite. Coupe équatoriale inclinée de 45° d'un tour interne montrant la réduction du système de canaux marginaux et le développement des passages (flèche) entre la cavité de la loge et le système de canaux. × 200.

LEGENDE : clat : canal latéral du système intraseptal ; csp : canal spiral ; ctr : canal trabéculaire ; f : foramen principal ; m : cordon marginal ; se : septum ; flèches : passages de la cavité de la loge au système de canaux.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 58. — *Nummulites sprectypus* Doncieux. Vues latérales de spécimens immergés dans l'eau (sauf 7) ; microscope optique. × 10. Ilerdien moyen des Pyrénées. — 1, 2, 7 = Spécimens microsphériques. 3-6, 8, 9 = Spécimens mégalosphériques.

PROVENANCE : 1, 3-5 : Catalogne : Bassin de Tremp, coupe d'Alsma, éch. 988 (voir Ferrer et al. 1973, tabl. 1). 2, 6 : Corbières, Coustouge, topotypes. 7 : Catalogne, coupe de Tremp, niveau 8 (voir Hottinger, 1960, p. 188) 8-9 : Catalogne, Bassin de Tremp, coupe de Mur, niveau 3 (voir Hottinger, 1960, p. 186).

Source : MNHN, Paris

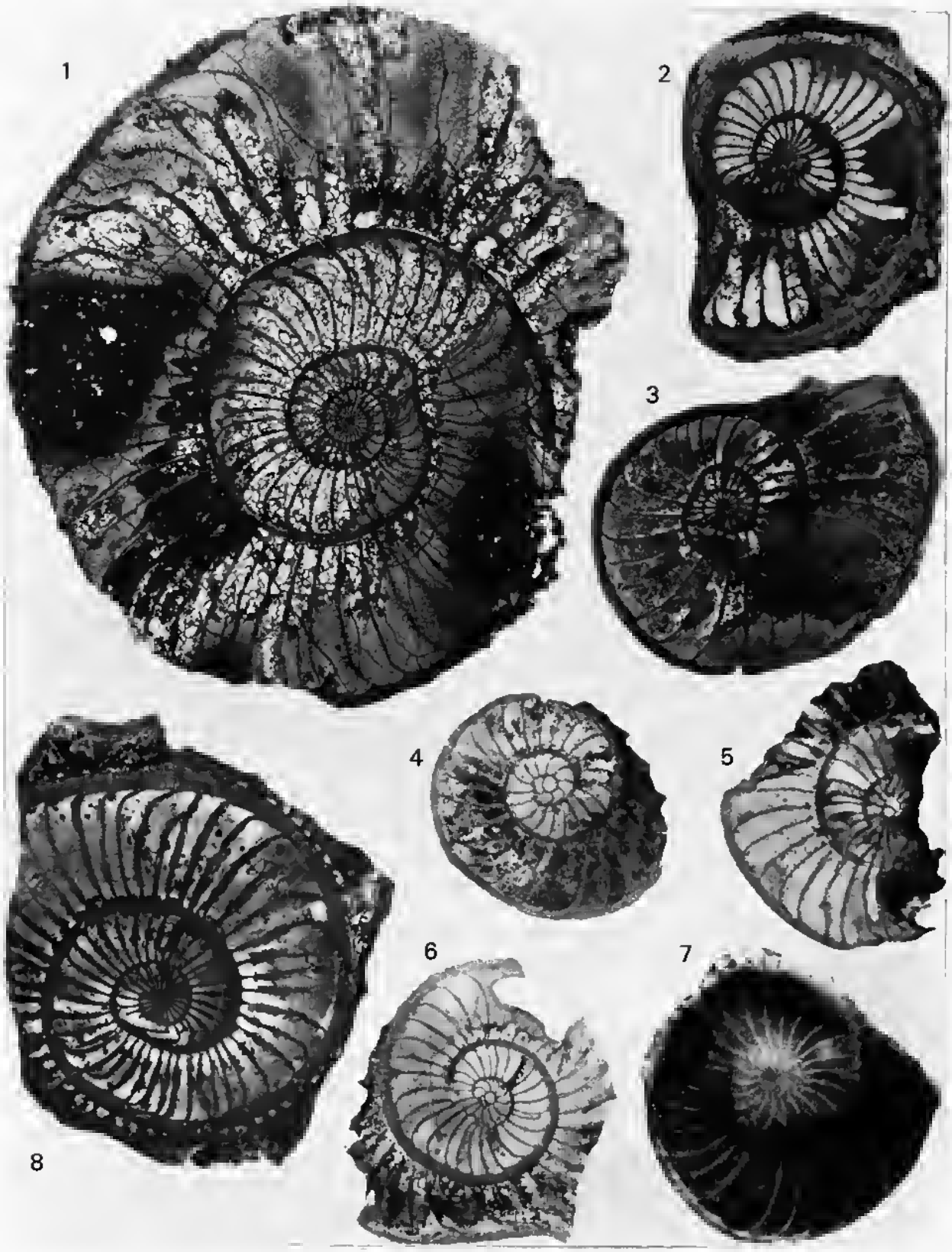


PLANCHE 59. — *Nummulites spirectypus* Doncieux. Coupes équatoriales (à l'exception de 7) ; microscope optique. × 10. Ilerdien moyen. — 1) Forme microsphérique complète, de grande taille, Benabarre, Bordure méridionale des Pyrénées centrales, Espagne. — 2, 3, 8) Formes microsphériques incomplètes. Topotypes : Coustouge. — 4-6) Formes mégalosphériques. Topotypes : Coustouge. — 7) Aspect externe d'une forme mégalosphérique immergée dans l'eau. Catalogne : coupe de Tremp (niveau 8 in Hottinger, 1960, p. 188 = niveau 5 in Luterbacher, 1973, p. 134 = éch. 557-560 in Ferrer et al. 1973, tabl. 1).

Source : MNHN, Paris

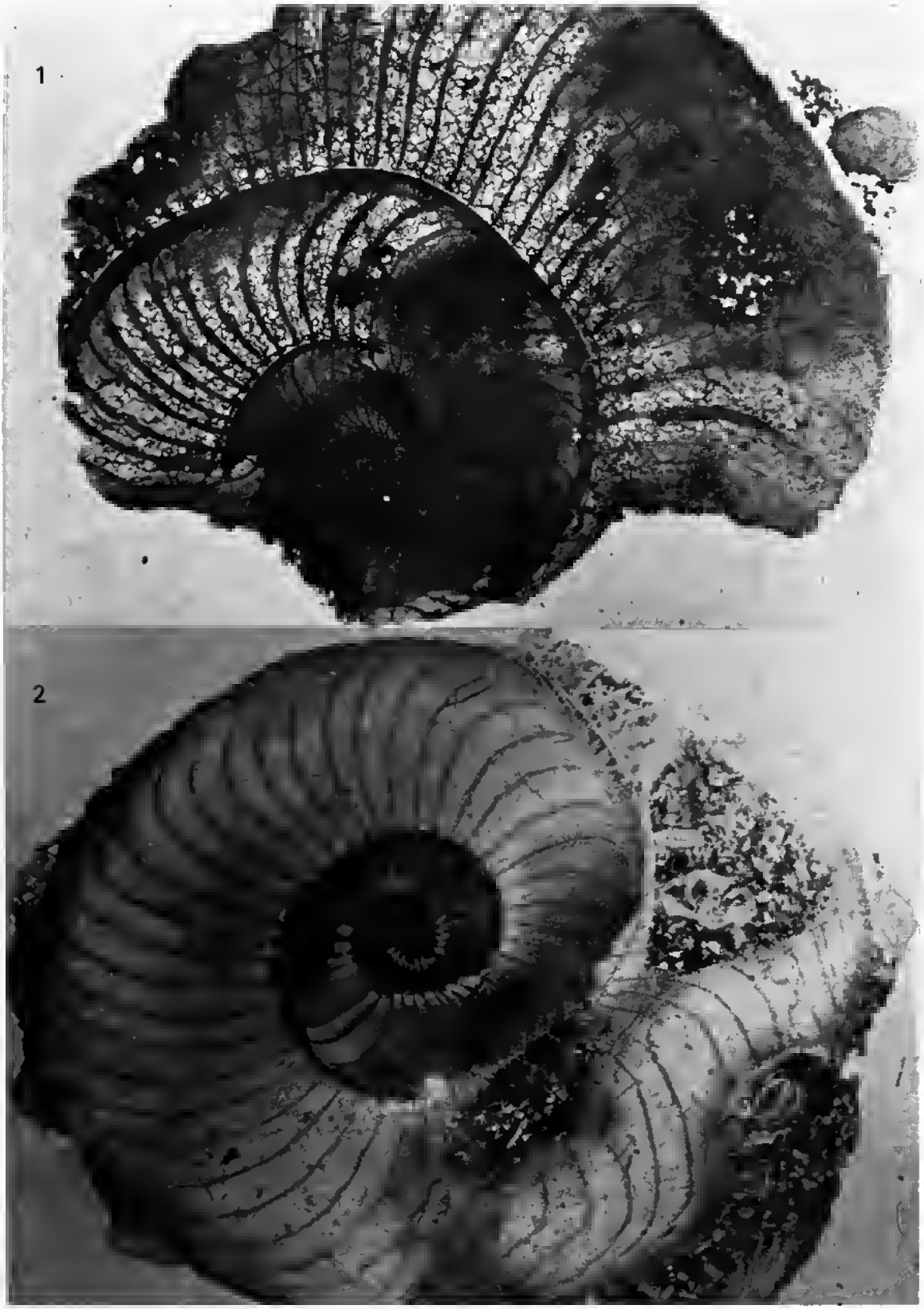


PLANCHE 60. — *Nummulites spirectypus* Doncieux. Formes microsphériques de grande taille, coupes équatoriales non centrées ; microscope optique. × 10. Ilerdien moyen des Pyrénées. — 1) Benabarre, bordure méridionale des Pyrénées centrales. Espagne. — 2) Mt. Cayla (Aude), Montagne Noire, France. Localité 17 in Hottinger, 1958, pl. 1.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 61. — *Nummulites bombitus* n. sp. Cuisien. — 1-4) Vues latérales de spécimens immergés dans l'eau ; microscope optique. × 5 (!). Varna, Bulgarie. 1 = Forme microsphérique, holotype. 2-4 = Formes mégalosphériques, topotypes. — 5) Vue latérale d'un spécimen microsphérique incomplet, à l'air. × 10. Bos d'Arros près Gan, au S de Pau, Basses-Pyrénées, France. — 6) Vue latérale d'un spécimen microsphérique incomplet, immergé dans l'eau. × 10. Benidorm (coupe de la plage), Alicante, Espagne méridionale. — 7) Spécimen mégalosphérique complet, coupe équatoriale. × 10. Provenance comme le précédent. — 8) Spécimen microsphérique incomplet, coupe équatoriale non centrée. × 10. Provenance comme le précédent.

Source : MNHN, Paris

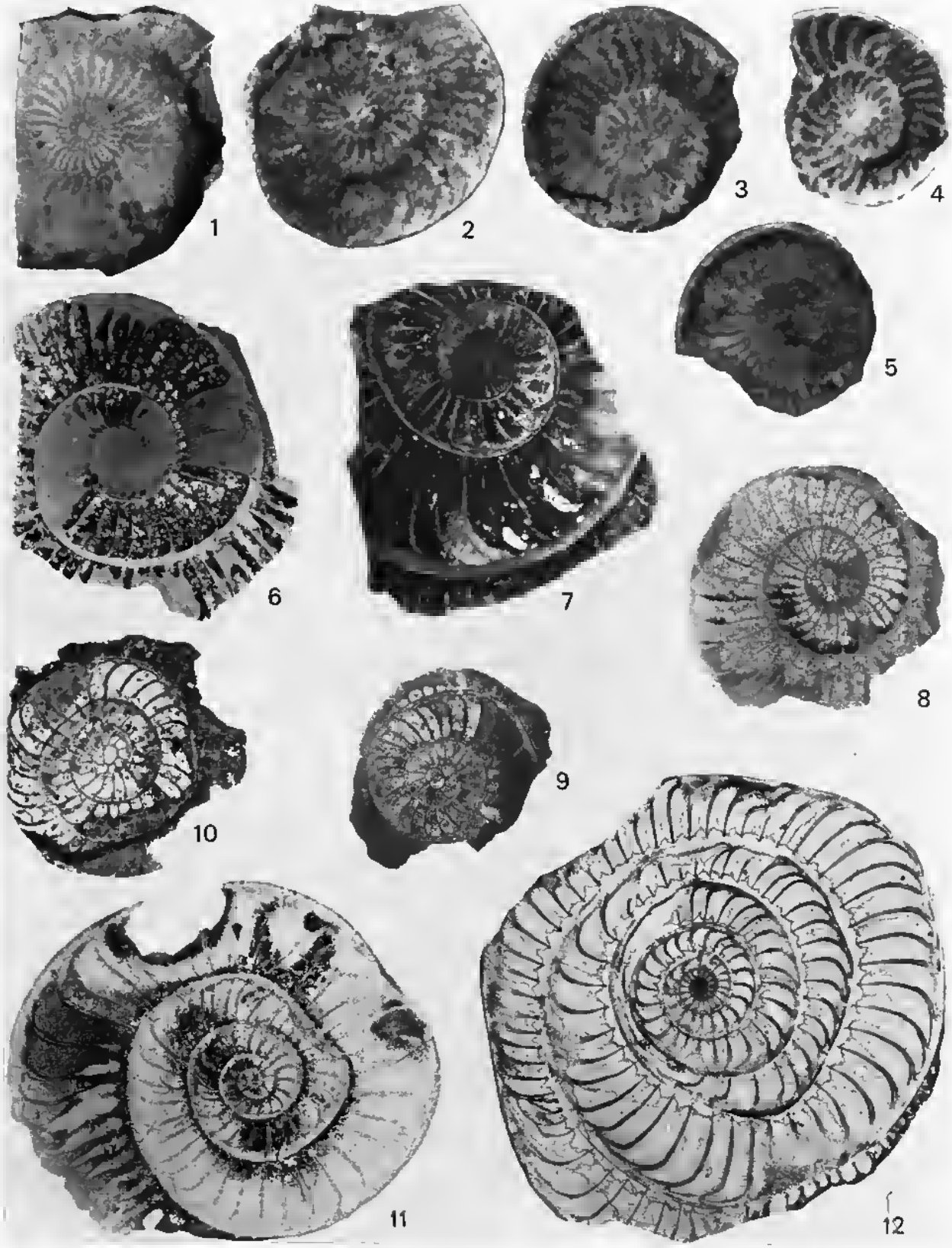


PLANCHE 62. — *Nummulites operculiniformes*. Ilerdien du Bassin de Tremp, Catalogne, Espagne septentrionale (voir Ferrer et al. 1973, tabl. h.-t. 1). Microscope optique. × 10. — 1-9) *Nummulites oblaticus* n. sp. 1 = Vue latérale d'un spécimen microsphérique incomplet immergé dans l'eau. 2-5 = Vues latérales de spécimens mégalosphériques immergés dans l'eau. 6 = Spécimen microsphérique, coupe équatoriale non centrée; holotype. 7 = Spécimen microsphérique incomplet, à spire lâche; coupe équatoriale non centrée. 8, 9 = Spécimens mégalosphériques incomplets; coupes équatoriales centrées. — PROVENANCE : 1-6, 8 : Topotypes de la coupe d'Arenay, éch. 843. 7, 9 : Coupe de Tremp, éch. 557. — 10, 11) *Nummulites exilis robustus* Schaub (1951, p. 168, fig. 227-230). Coupe de Tremp, éch. 689, « marnes à *Pattalophyllia* ». 10 = Forme A, coupe équatoriale. 11 = Forme B, coupe équatoriale. — 12) *Nummulites exilis exilis* H. Douvillé (Schaub, 1951, p. 165. fig. 221-225). Forme B. section équatoriale. Coupe de Tremp, éch. 688, « marnes à Pattalophylla ».

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 63. — *Nummulites giganteus* (Mayer-Eymar). Microscope optique. Steinbach près Einsiedeln, Suisse centrale. Cuisien. Collection Mayer-Eymar. — 1) Spécimen microsphérique fixé sur la roche. Lectotype. Surface latérale. × 5. — 2) Spécimen microsphérique fixé sur la roche, fendu dans le plan équatorial et érodé. × 5. — 3) Spécimen microsphérique fixé sur la roche et fendu dans le plan équatorial. Tours internes. × 10.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 64. — *Nummulites giganteus* (Mayer-Eymar). — 1, 2) Spécimens microsphériques fixés sur la roche. Surface latérale. Microscope optique. × 5. Crimée, U.R.S.S. (Muséum Budapest). Cuisien.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 65. — *Nummulites giganteus* (Mayer-Eymar). — Spécimen microsphérique fixé sur la roche et fendu dans le plan équatorial. Microscope optique. × 10. Crimée, U.R.S.S. (Muséum Budapest). Cuisien.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 66. — *Nummulites semiinvolutus* (Nemkov et Barkhatova). Microscope optique. × 10. Crimée, U.R.S.S. Topotypes de la collection Nemkov. Ilerdien. — 1) Forme microsphérique immergée dans l'eau. Surface latérale. — 2) Forme mégalosphérique. Relief de la surface latérale. — 3) Forme mégalosphérique immergée dans l'eau Surface latérale. — 4) Forme mégalosphérique immergée dans l'eau. Surface latérale. — 5) Même spécimen que fig. 4, photographié à l'air. — 6) Forme microsphérique. Relief de la surface latérale. — 7-10) Formes mégalosphériques, coupes équatoriales. — 11) Forme microsphérique, coupe équatoriale non centrée. — 12, 13) Formes microsphériques, coupes équatoriales.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

BIBL. DU
MUSEUM
PARIS

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

22 NOV. 1977

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris (5e)
C.C.P. : Paris 9062-62

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (paraît depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895 ; 6 numéros par an).

Grands naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1936. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A. Zoologie ; B. Botanique ; C. Sciences de la terre ; D. Sciences physico-chimiques. Sans périodicité).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Bulletin du Laboratoire maritime de Dinard (Ille-et-Vilaine). Depuis 1928.

Objets et Mondes. La revue du Musée de l'Homme. Directeur : M. J .Millot, Palais de Chaillot, 75116 Paris ; depuis 1961 ; trimestriel.

Mammalia. Morphologie, Biologie, Systématique des Mammifères. Directeur : M. J. Dorst, Laboratoire de Zoologie des Mammifères, 55, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1936 ; trimestriel.

Index Seminum Horti parisiensis. Service des Cultures, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1882 ; échange.

Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée, suite de *Revue internationale de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale,* depuis 1954. Laboratoire d'ethnobotanique, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Adansonia (suite aux *Notulae Systematicae*). Directeur : M. A. Aubréville, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, 75005 Paris ; sans périodicité.

Revue Algologique. Directeur : M. R. Lami, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1924.

Revue Bryologique et Lichénologique. Directeur : Mme V. Allorge, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1874.

Revue de Mycologie. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1928.

Cahiers de La Maboké. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1963.

Pollen et Spores. Directeur : Mme Van Campo, Laboratoire de Palynologie, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1959 ; semestriel.

Source : MNHN, Paris